MBL/WHOI
0 0301 0018678 9

To Dr. Whitman
with the author's compliments

UNTERSUCHUNGEN

ZUR

PHYSIOLOGISCHEN MORPHOLOGIE

DER

THIERE.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

I.

UEBER HETEROMORPHOSE.

VON

DR. JACQUES LOEB.

MIT 1 TAFEL IN LITHOGRAPHIE UND 3 FIGUREN IM TEXT.

WÜRZBURG.
VERLAG VON GEORG HERTZ.
1891.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Die folgenden Untersuchungen zur physiologischen oder kausalen Morphologie der Thiere sollen einen Beitrag liefern zu der Entscheidung der Frage, ob und inwieweit es möglich ist, die Organbildung der Thiere durch äussere Umstände zu beherrschen. Ich darf es beim Leser als bekannt voraussetzen, dass in der Botanik der Weg, die Pflanzenformen kausal zu begreifen, durch Sachs, Vöchting, Noll u. a. schon mit Erfolg betreten ist, und dass in der Thierphysiologie Pflüger durch seine Abhandlungen über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen bereits den Grund zu einer kausalen Auffassung der Formen gelegt hat.

Die Versuche, welche dieser Abhandlung zu Grunde liegen, sind im Winter 1889—1890 an der zoologischen Station in Neapel angestellt. Ich habe das gleiche Ziel, wie in diesen Versuchen, schon bei einem längeren Aufenthalt in Kiel im Sommer 1888 verfolgt, damals ohne positives Resultat. Aeussere Umstände zwangen mich, meine Untersuchungen in Neapel an einem bestimmten Termine abzubrechen, ehe es mir möglich war, alle begonnenen Versuche zu vollenden.

Herr Dr. Vanhöffen (Königsberg) war so freundlich, die Hydroidpolypen, von welchen in dieser Abhandlung die Rede ist, zu bestimmen. Ich spreche ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank aus.

Strassburg i. E., Physiologisches Institut, 1. August 1890.

I.

Einleitung.

Bei einer Reihe von Thieren wird, wenn ein Organ verloren gegangen ist, an der Stelle dieses Organs ein neues gebildet. Man hat es bisher in der Thierphysiologie immer für selbstverständlich gehalten, dass das neugebildete Organ dem verlorenen nach Form und Lebenserscheinungen gleich sein müsse. Die Erfahrungen der Botaniker aber zeigen, dass das für die Pflanzen nicht der Fall ist, und vereinzelte, für diese Frage aber unberücksichtigt gebliebene Erfahrungen an Thieren lassen vermuthen, dass sich in Bezug auf die Organbildung bei Thieren ähnliche Verhältnisse finden wie bei den Pflanzen. Ich habe es mir nun zur Aufgabe gesetzt zu prüfen, ob und durch welche Mittel es auch bei Thieren möglich sei, an Stelle eines verlorenen Organs mit Sicherheit ein typisch anderes, der Form und den Lebenserscheinungen nach vom verlorenen verschiedenes Organ wachsen zu lassen. In der folgenden Abhandlung will ich über den Ausgang derartiger Versuche berichten.

Die Organe, um die es sich in diesen Versuchen handelt, sind der orale und aborale Pol. Dem Leser ist es bekannt, dass bei der überwiegenden Mehrzahl der Thiere der orale Pol (der Kopf) der Form und Funktion nach deutlich vom entgegengesetzten, aboralen Pol verschieden ist. Ich habe nun

Thiere gefunden, welche in der Natur zwar stets einen morphologisch und physiologisch verschiedenen Kopf und Fuss haben, bei denen es aber mit voller Sicherheit gelingt, am aboralen Ende statt des Fusses einen Kopf wachsen zu lassen, ohne dass die Lebensfähigkeit des Thieres dabei leidet. Das in Figur 1 abgebildete Thier, eine Tubularie, ist durch künstliche Eingriffe so verändert, dass es auch an seinem aboralen Ende in einen Kopf ausläuft. Wäre es zu irgend welchen Zwecken nöthig, solche bi-oralen Tubularien in beliebiger Zahl herzustellen, so könnte man dieser Anforderung genügen. Bei einem anderen Hydroidpolypen, Aglaophenia pluma gelingt es, die Form der Thiere so zu verändern, dass sie an beiden Enden entweder in orale (Fig. 11) oder in aborale Pole auslaufen und in dieser Form weiterleben. Dagegen habe ich auch Thiere getroffen, bei denen die Umwandlungsversuche bis jetzt keinen Erfolg hatten; dahin gehören Cerianthus membranaceus und viele andere Aktinien; statt dessen gelang es bei einem dieser Thiere (Cerianthus membranaceus) eine andere dauernde Formänderung herbeizuführen, nämlich an ein und demselben Thier (innerhalb gewisser Grenzen) beliebig viele Köpfe übereinander wachsen zu lassen (vergl. Fig. 2).

Die Regeneration verloren gegangener Organe bei Thieren ist oft zum Gegenstand von Untersuchungen gemacht worden, meist aber nur um zu sehen, welche Organe bei den einzelnen Thieren wieder ersetzt werden können und dann, um die anatomischen oder histologischen Verhältnisse der Regeneration genauer zu studiren. Dass diese Erscheinungen Aufschluss über die Umstände geben können, welche die Formbildung bei Thieren beherrschen, ist selten berücksichtigt worden; wo es geschehen ist, erfolgte es fast ausnahmslos in der Absicht, zu zeigen, dass an einer bestimmten Stelle eines Thieres eben auch unter allen Umständen nur ein und dasselbe ganz bestimmte Organ entstehen könne. Würde dieses Organ abgeschnitten, so müsse, falls sich an seiner Stelle ein neues bilde, dieses von gleicher Form und Funktion sein, wie das alte.

Derjenige, welcher dieses Gesetz der Formbildung zuerst scharf ausgesprochen hat, dürfte wohl Allman[1]) gewesen sein. Gestützt auf die bekannten Versuche von Trembley[2]), Dalyell[3]) und seine eigenen Beobachtungen stellte er die Theorie von der „Polarität" des Thierkörpers auf.

Er hatte aus dem Stamm von Tubularia Stücke herausgeschnitten und sich dasjenige Schnittende des herausgeschnittenen Stückes gemerkt, welches dem Kopf des unversehrten Thieres zugekehrt gewesen war. Obwohl dieses Schnittende dem anderen morphologisch völlig gleich war, bildete sich doch immer nur an jenem oralen Schnittende ein Kopf, am anderen Schnittende dagegen wurde nie ein Kopf gebildet. Dass Allman für dieses Verhalten den Ausdruck „Polarität" wählte, deutet darauf hin, dass ihm die Analogie mit einem Magneten vorschwebte; ein Stück aus demselben herausgebrochen, würde ja an seinem früher dem Nordpol zugekehrten Ende auch wieder einen Nordpol besitzen. Unterwirft man aber das Werk von Dalyell einer genaueren Durchsicht, so findet man, dass dieser Autor gelegentlich (an zwei oder drei Stellen des Buches) Thatsachen anführt, die mit der Polaritätstheorie nicht vereinbar sind. In diesen Fällen glaubt aber Dalyell, dass es sich um ganz zufällige Missbildungen handele, die der sonst so gründliche und ausdauernde Forscher weder experimentell weiter zu verfolgen noch für die Theorie der Organbildung zu berücksichtigen für nöthig hält.

W. Marshall[4]) knüpft bei seinen Versuchen über Hydra an Allmans Theorie der „Polarität" an. Bei künstlicher Theilung von Hydra vulgaris „ist in erster Linie die ungemeine „„Polarität"" auffallend, Kraft deren immer am oralen Rande eines

1) Geo. J. Allman: Report on the present state of our knowledge of the reproductive system in the Hydroida. Rep. of the Brit. Assoc. for the advancem. of Science 1864.

2) A. Trembley, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce à bras en forme de comes. Leide 1744.

3) J. G. Dalyell, Rare and remarkable animals of Scotland. London 1847.

4) W. Marshall, Ueber einige Lebenserscheinungen der Süsswasserpolypen etc. Zeitschrift f. Wissensch. Zoologie. Bd. 37. 1882.

Schnittstückes sich neue Tentakeln anlegen und ein neuer Mund bildet." (S. 698.)

Einen weitergehenden Ausdruck findet diese Vorstellung in den Abhandlungen Nussbaums über „Die Theilbarkeit der lebendigen Materie"[1]). Nussbaum fand, dass wenn von einem Infusor ein Stück abgeschnitten wurde, an den Schnitträndern sich die Cilien in derselben Zahl und Stellung neubildeten, wie sie an derselben Stelle vor der Verstümmelung vorhanden waren. Er schliesst, über Allman hinausgehend, dass „jedes kleinste Theilchen des lebenden Protoplasma gerichtet ist; wir könnten sonst das regelmässige Erscheinen neugebildeter Wimpern an bestimmten Stellen gelegentlich der Theilung nicht verstehen. Wie also im Infusor ein Vorn und Hinten, Rechts und Links gegeben ist, die Rückenfläche von der Bauchfläche unterschieden, so müsse auch jedes kleinste Protoplasmatheilchen nach den 3 Achsen im Raume orientirt sein." Auch die übrigen zahlreichen Autoren, welche sich mit der Regeneration abgeschnittener Organe bei Thieren beschäftigt haben, betrachten es ebenfalls fast alle als selbstverständlich, dass das neugebildete Organ dem verlorenen nach Form und Lebenserscheinungen gleich sei. Die Thatsachen, welche ich in dieser Abhandlung mittheile, zeigen aber, dass diese Theorie sicherlich zu eng ist. Es ist mir gerade an dem Thier zuerst gelungen, die „Polarität" zu beseitigen, an welchem Allman seine Theorie der „Polarität" aufgestellt hat, nämlich an Tubularia.

Einer der ersten Autoren, welcher sich eingehend mit den Regenerationserscheinungen befasst hat: Charles Bonnet, hatte dieselben mit unbefangenerem Blicke angesehen als Allman. Bonnet, welcher frühzeitig von Trembley Nachricht über das erstaunliche Regenerationsvermögen von Hydra erhalten hatte, suchte sich von der Richtigkeit der Angaben Trembley's zu überzeugen; da er aber keine Hydren erlangen konnte, so versuchte er, ob nicht bei Würmern ähnliche Resultate wie bei Hydren zu erzielen seien.

1) M. Nussbaum. Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv für mikroscop. Anatomie. Bd. 26 u. 29.

Er benutzte zu seinem Versuche zweierlei Arten von Würmern. Bei der einen Spezies, welche er als vers rougeâtres bezeichnet, fand er dieselben Verhältnisse, die für Hydra typisch sind und welche der Theorie der „Polarität“ entsprechen. Schnitt er dem Wurm den Kopf ab, so bildete sich an der Schnittstelle ein neuer Kopf, schnitt er den Schwanz ab, so bildete sich an der Schnittstelle ein neuer Schwanz. Schnitt er Kopf und Schwanz ab, so bildete sich am oralen Schnittende des Mittelstückes ein Kopf, am aboralen Ende ein Schwanz.

Bei einer zweiten Art, den vers blanchâtres, waren die Vorgänge nicht ganz so regelmässig. Wenn er dem Wurm nur den Kopf oder nur den Schwanz abschnitt, so wurde allerdings das verlorene Stück wieder ersetzt. Schnitt er aber mehr aus der Mitte des Wurmes ein Stück heraus, so passirte es, dass solche Stücke am oralen Ende statt des Kopfes auch einen Schwanz bildeten. Bonnet hat das dreimal beobachtet[1]).

Ich habe keine Notiz in der Litteratur gefunden die darauf hinweist, dass diese Beobachtungen Bonnets je wiederholt und bestätigt worden seien, ich vermag auch nicht anzugeben, ob sie richtig sind.

Die Theorie, welche Bonnet aufstellt, ist in manchen Punkten ähnlich einer Theorie, welche Duhamel in der „Physique des arbres“ aufstellt, an welche Sachs in seinen Abhandlungen über „Stoff und Form der Pflanzenorgane“[2]) wieder anknüpft.

Bonnet stellt sich vor, dass, wie es besondere Keime für die Entwickelung des ganzen Thieres giebt, so auch besondere Keime existiren für die Entwickelung der einzelnen Organe; er denkt an besondere germes de tête und an besondere germes de queue. Damit diese Keime sich aber entwickeln können, müssen sie besonders gut ernährt werden. Diese Ernährung findet nun statt ähnlich wie bei den Pflanzen (nach Duhamel) durch besondere Säfte, von denen einer zur Ernährung des

1) Ch. Bonnet, Oeuvres d'histoire naturelle et de Philosophie. Neuchâtel 1779 T. I. (Traité d'Insectologie.)

2) Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, herausgegeben von Sachs. II. Bd. S. 452 u. S. 689. 1882.

Kopfes dient, ein anderer zur Ernährung des Schwanzes. Der letztere fliesst in der Richtung vom Kopf zum Schwanz, der erstere in umgekehrter Richtung. Wird nun der Kopf abgeschnitten, so werden die zur Ernährung des Kopfes dienenden Säfte disponibel zur Ernährung der germes de tête und diese beginnen am oralen Schnittende zu einem neuen Kopfe auszuwachsen. Entsprechend können die germes de queue auswachsen, wenn der Schwanz abgeschnitten wird. Die germes de queue sowohl wie die germes de têtes sollen bei den vers rougeâtres gleichmässig über den ganzen Körper zerstreut sein; daher muss sich stets am oralen Schnittende eines beliebig aus dem Wurm geschnittenen Bruchstücks ein Kopf, am aboralen Ende ein Schwanz bilden. Bei den vers blanchâtres dagegen sollen sich germes de tête nur in der Nähe des Kopfes, germes de queue dagegen über den ganzen Körper verbreitet finden; daher bilden sie, wenn man ihnen den Kopf abschneidet, zwar einen neuen Kopf, während sie, wenn man ein Stück mehr aus der Mitte herausschneidet, an beiden Enden desselben neue Schwänze bilden [1]).

Ich will nicht untersuchen, ob der Theorie Bonnets eine Bedeutung zukommt; ich führe sie nur an, weil in ihr die Thatsache, dass an Stelle eines Kopfes sich ein Schwanz bilden kann, mitberücksichtigt ist, was in der Polaritätstheorie Allman's nicht geschehen ist. Alle theoretischen Erörterungen vermeidend, will ich mich in dieser Abhandlung nur darauf beschränken zu zeigen, ob und wie es gelingt, an Stelle des oralen Poles bei einem Thier einen aboralen mit Sicherheit wachsen zu lassen und umgekehrt.

Die Erscheinung, dass bei einem Thier an der Stelle eines Organs ein nach Form und Lebenserscheinungen typisch anderes Organ wächst, bezeichne ich als Heteromorphose. Unter Regeneration verstehe ich den Wiederersatz eines verlorenen Organs durch ein mit dem verlorenen identisches Organ.

1) Ch. Bonnet, Considérations sur les corps organisés Art. 259 u. ff. Oeuvres T. VI. S. 48 u. f. Neuchâtel 1779.

II.

Heteromorphose bei Tubularia mesembryanthemum

(Tubularien,
welche an jedem Ende in einen Kopf auslaufen.)

Tubularia mesembryanthemum wird der Laie ihrem Aussehen nach zunächst für eine Pflanze halten. Aus einem vielfach verzweigten Wurzelsystem, das auf einem festen Substrat haftet, ohne in dasselbe einzudringen, erheben sich zahlreiche, dünne, unverzweigte, mehrere Centimeter hohe Stämmchen, die an der Spitze in einen meist röthlich gefärbten Polypen endigen, der ganz das Aussehen einer Blume hat. An diesem Polypen entstehen die Geschlechtsprodukte; er besorgt ferner die Nahrungsaufnahme. Die Thiere gehören zur Ordnung der Hydroidpolypen und werden sehr zahlreich im Hafen von Neapel gefunden.

Die Zoologen haben eine sehr komplizirte Terminologie für die einzelnen Organe der Hydroidpolypen ausgebildet, welche für die rein formelle Morphologie sehr zweckmässig sein mag, welche aber auf die Reizbarkeit der einzelnen Organe keine Rücksicht nimmt. Die causale Morphologie, welche darauf ausgeht, die formbestimmenden Umstände festzustellen, hat in erster Linie die Reizbarkeit der einzelnen

Organe ins Auge zu fassen. Es ist deshalb für den Physiologen zweckmässig, dieselbe auch in der Beschreibung und Benennung der Organe zu berücksichtigen.

Ich unterscheide bei Tubularia — nach der verschiedenen Reizbarkeit — Spross und Wurzel. Unter Wurzel der Tubularien verstehe ich den Theil der Tubularien, der mit einer besonderen Kontaktreizbarkeit (Stereotropismus) ausgestattet, sich an die Oberfläche fester Körper anheftet und das ganze Thier fixirt; unter Spross verstehe ich die mit der entgegengesetzten Reizbarkeit ausgestatteten und demgemäss vom Substrat wegwachsenden Theile, an welchen die Geschlechtsprodukte und die Polypen entstehen. An dem Spross selbst wollen wir den Stamm vom Polypen unterscheiden. Diese einfache, der Reizbarkeit der Organe entsprechende Terminologie wird für unsere Zwecke ausreichen. Spontan beweglich ist an dem ganzen System nur der Polyp, der Stamm ist unbeweglich.

Ich bemerke noch, dass ich an einem aus dem Stamm herausgeschnittenen Stück ein orales und ein aborales Ende unterscheide und zwar nach der Orientirung, welche das Bruchstück im unversehrten Thiere hatte; das orale Ende ist dasjenige, welches ursprünglich dem Polypen, das aborale Ende dasjenige, welches der Wurzel zugekehrt war. Ich will die entscheidenden Versuche einzeln mittheilen.

1. Ich schnitt bei einer Reihe von Sprossen die Wurzeln und die Polypen ab und steckte die Bruchstücke des Stammes in vertikaler Stellung mit dem oboralen Ende soweit in den Sand als nöthig war, um sie eben in vertikaler Stellung zu erhalten. An dem oralen, freien, von Wasser allseitig umspülten Schnittende bildeten sich in kurzer Zeit — bei geeigneter Temperatur und wenn die Thiere günstig waren schon nach 2 Tagen — neue Polypen, die der Form nach mit den alten Polypen übereinstimmten. An dem im Sande steckenden Ende unterblieb jede Neubildung, so lange ich auch die Beobachtung fortsetzte (in einigen Fällen mehrere Monate).

Setzte ich solche Bruchstücke umgekehrt, mit dem oralen Ende in den Sand, so bildete sich an dem freien vom Wasser allseitig umspülten aboralen Pol ebenfalls ein Polyp.

In günstigen Fällen trat diese Bildung in wenigen Tagen schon ein — an dem im Sande steckenden oralen Ende bildete sich weder ein Polyp noch eine Wurzel, so lange ich auch die Beobachtung fortsetzte.

Im Gegensatze zu der Theorie der „Polarität" des Thierkörpers sind also Bruchstücke von Tubularia mesembryanthemum im Stande, auch am aboralen Ende Polypen zu bilden.

2. Ich befestigte Bruchstücke aus dem Stamme von Tubularia mesembryanthemum so, dass beide Schnittenden von Wasser frei umspült waren. Ich steckte sie zu dem Zweck zwischen die Maschen eines langen Drahtnetzes oder durch die feinen Löcher einer im Aquarium geeignet aufgestellten Metallplatte. Es bildeten sich an beiden Enden des Bruchstückes, am oralen und am aboralen, Polypen, so dass der Stamm an jedem Ende in einen Kopf auslief. Fig. 1 stellt ein solches Thier nach der Natur in doppelter Vergrösserung dar. a b ist das aus der alten Tubularia herausgeschnittene Stück. An beiden Enden bildeten sich Polypen und aus beiden Enden wuchs der Stamm alsdann in die Länge. a c und b d sind die nach der Polypenbildung neu hinzugewachsenen Stücke.

Ich habe auf die angegebene Weise zu jeder Zeit beliebig viele Thiere herstellen können, welche an jedem der beiden Körperenden in einen oralen Pol ausliefen. Ich werde solche Thiere, die an jedem Ende in einen Kopf auslaufen, in der Folge biorale nennen.

Ich hebe aber ganz besonders hervor, dass ein solches Thier nunmehr für die ganze Dauer seines Lebens bioral bleibt. Von dem oralen Polypen ist es bekannt, dass er nach einiger Zeit spontan abfällt und dass sich dann früher oder später an seiner Stelle ein neuer bildet. Bei den bioralen Thieren findet für die ganze Dauer ihres Lebens nicht nur am oralen Ende

sondern auch am aboralen ein permanentes Aufblühen, Abfallen und Neubilden des Polypen statt.

3. Ich war also im Stande, sowohl an jedem der beiden Pole eines Bruchstückes einen Kopf zu erzeugen, als auch die Kopfbildung nach Belieben zu unterdrücken, wenn ich nur diesen Pol in den Sand steckte. Steckte ich beide Pole in den Sand, so unterblieb die Kopfbildung an beiden Enden. — Zog ich einen Pol, der längere Zeit im Sande gesteckt hatte, und an dem damit die Kopfbildung verhindert war, aus dem Sande heraus und liess ich ihn wieder von Wasser frei umspülen, so bildete sich alsbald an diesem Ende ein Kopf. Legte ich das Thier so in den Sand, dass der eine Pol nur von einer minimal dünnen Sandschicht bedeckt war, so bildete sich dennoch ein Polyp, der alsbald zwischen den Sandkörnern hervorwuchs, wie der Spross eines keimenden Samenkorns eine dünne Bodenschicht durchwächst.

Brachte ich den einen Pol eines Bruchstücks unter geringem Druck zwischen durchsichtige feste Körper und setzte ich ihn dem Lichte aus, so unterblieb doch die Polypen-Bildung. Ich verfuhr hierbei so, dass ich den Stamm zwischen 2 Objektträger schob, welche der Fläche nach aufeinander gelegt und durch zwei dünne Gummiringe gegeneinander gepresst wurden. Zwischen die beiden Objektträger wurden Nadeln eingeschoben und in diesem so hergestellten keilförmigen Spalte befand sich das eine Ende des Tubularienstammes unter sehr geringem Druck. An diesem unter einem geringen Druck stehenden Ende bildete sich kein Polyp, so lange ich auch wartete, während am anderen nicht gedrückten und frei vom Wasser umspülten Ende in der gewöhnlichen Zeit ein Polyp entstand. Zog ich das Bruchstück wieder zwischen den Objektträgern heraus, so entwickelte sich häufig an dem vorher eingeklemmten Ende ein neuer Polyp. Dass das Licht zur Neubildung eines Polypen nicht nöthig ist, liess sich auch noch dadurch besonders feststellen, dass Bruchstücke aus dem Stamme von Tubularien unter einem dunkeln Recipienten ebenfalls neue Polypen bildeten. — Die bisher geschilderten Ver-

suche waren alle in gut durchlüfteten Aquarien angestellt. Brachte ich die Bruchstücke in kleine verschlossene Bechergläser, in denen nur wenige Kubikcentimeter Seewasser sich befanden, und erneuerte ich das Seewasser nicht, so bildeten sich doch regelmässig in der gleichen Zeit wie im gut durchlüfteten Aquarium neue Polypen. — Es schien also, dass in allen Fällen, in denen ich die Bildung des Polypen verhindert hatte, ein und derselbe physikalische Umstand bestimmend war: nämlich der Druck, unter dem das Ende sich befand. Ueberstieg dieser Druck einen gewissen, allerdings sehr kleinen Betrag, so unterblieb die Polypen-Bildung.

4. Wenn man Sprosse von Tubularia mesembryanthemum nahe der Wurzel abschneidet und köpft, so bilden sich regelmässig am oralen Ende die neuen Polypen um einen, zwei oder noch mehr Tage früher als am aboralen Ende. Ich glaube, der Grund für diese Erscheinung, in der man eine Andeutung von „Polarität" sehen kann, liegt wieder darin, dass bei einem grösseren Stück des Stammes das Lumen am oralen Schnittende im allgemeinen weiter ist als am aboralen Ende. Denn wenn ich kleinere Stücke so aus der Mitte des Stammes herausschnitt, dass kein Unterschied des Lumens mehr zu konstatiren war, so bildete sich der Polyp am aboralen Ende gelegentlich früher als am oralen Ende.

5. Von der Grösse des Lumens der Röhre am Schnittende hing auch bis zu einem gewissen Grade die Grösse des neugebildeten Polypen ab. War das Lumen ganz eng, so war auch der Polyp winzig klein, war das Lumen weit, so war auch der Polyp grösser.

6. Man könnte sich vorstellen, dass neben dem bisher berücksichtigten mechanischen Umstand doch noch ein physiologischer Umstand mit im Spiele sei, nämlich von der Art, dass die Substanz, aus welcher sich der Polyp bildet, in grösserer Dichtigkeit am oralen als am aboralen Pol angehäuft sei. Ich wählte um das zu prüfen eine grosse Zahl sehr langer Stämme von Tubularia aus, die nahe der Wurzel abgeschnitten und geköpft waren, und halbirte dann diese Stämme der Quere nach.

Die oralen sowohl als die aboralen Hälften that ich in je ein besonderes Becherglas. Wäre die Substanz zur Polypenbildung in einem bestimmten Sinne ungleich im Stamme vertheilt, so hätten die einen Fragmente ihren Kopf früher bilden müssen als die anderen. Das war nicht der Fall; in beiden Partien bildeten sich die Polypen gleichzeitig; aber — was wieder auffiel — jedes Fragment bildete früher einen Polypen an seinem oralen als an seinem aboralen Schnittende, wenn auch die zeitliche Differenz oft nur einen halben Tag oder noch weniger betrug.

7. Während es mir nun regelmässig — bei passender Wahl der Objekte und der äusseren Versuchsbedingungen — gelungen ist, am aboralen Pole eines Stammes Köpfe wachsen zu lassen, ist es mir bis jetzt auch nicht in einem einzigen Falle gelungen, am oralen Pol eines Stammes eine Wurzel zu erzeugen. Wenn ich Stammstücke ganz dicht am Substrat, an dem die Wurzel haftete, abschnitt und das aborale Ende in Kontakt mit der Wand des Aquariums brachte, so haftete sich dieses Ende, wenn es weiterwuchs, an das Substrat fest und wurde eine Wurzel; löste ich aber dann diesen Kontakt wieder und liess ich das freie Ende einer solchen Wurzel allseitig von Wasser umspülen, so bildete sich auch am Ende der Wurzel ein Polyp. Ich werde bei der Wiederaufnahme meiner Versuche darauf ausgehen, Umstände ausfindig zu machen, unter denen das Thier ebenso sicher an beiden Polen Wurzeln bildet, wie es jetzt Köpfe bildet. Nach den bisherigen Versuchen muss ich allerdings schliessen, dass die Polypenbildung bei Tubularia mesembryanthemum ungleich leichter herbeizuführen ist, als die Wurzelbildung.

III.

Ueber die Lebenserscheinungen des oralen Pols von Tubularia mesembryanthemum.

Es könnten Zweifel vorhanden sein, ob bei einer bioralen Tubularia beide Köpfe die gleichen Lebenserscheinungen zeigen, ob die beiden morphologisch gleichwerthigen Pole auch physiologisch gleich sind. Ich will zeigen, dass dies der Fall ist und will dabei etwas näher auf die Unterschiede in der Reizbarkeit von Spross und Wurzel eingehen.

1. Sprosse und Wurzel haben bei Tubularia mesembryanthemum eine durchaus verschiedene Kontaktreizbarkeit. Bringt man die Wurzel mit einem festen Körper in Kontakt, so heftet sie sich fest an und wächst der Oberfläche des Körpers fest angeschmiegt weiter. Beim Versuch, den Stamm vom Körper abzuheben, reisst der Stamm an der Wurzel ab, während letztere am Substrat haften bleibt. Genau die entgegengesetzte Reizbarkeit hat der Polyp. Wenn der Polyp mit einem festen Körper in Berührung kommt, z. B. wenn der Stamm horizontal auf dem Boden liegt, so krümmt er sich alsbald vom festen Substrat weg. Der dicht hinter dem Polypen befindliche wachsende Theil des Stammes wird konvex gegen das feste Substrat.

Diese (stereotropische) Krümmung findet nur im wachsenden Theile des Stammes statt und bleibt, wenn das Wachs-

thum vollendet ist, dauernd bestehen; wie die geotropischen oder heliotropischen Krümmungen vieler wachsender Pflanzentheile. Zur Erzielung dieser stereotropischen Krümmungen ist es nöthig, dass der Polyp selbst mit dem festen Körper in Kontakt kommt. Wird irgend ein Punkt des Stammes vom festen Körper berührt, so tritt keine Krümmung ein, auch wenn die Berührung dicht unterhalb des Polypen im wachsenden Theil des Stammes stattfindet. Die Kontaktreizbarkeit der Polypen ist derjenigen der Wurzel dem Sinne nach entgegengesetzt; die letztere ist positiv, der Polyp negativ stereotropisch.

Der negative Stereotropismus der Polypen lässt sich in folgender einfachen Form deutlich demonstriren. Ich steckte in ein Becherglas, das etwa bis zur Hälfte seiner Höhe mit feinem Sande gefüllt war, geköpfte Tubularien in der Weise fest, dass das eine Ende im Sande steckte, während das andere Ende die Glaswand eben berührte. Sobald die neuen Polypen gesprosst waren und das Längenwachsthum begann, krümmten sich die Spitzen aller Stämme in einer radiären Ebene von der Glaswand weg. Hierbei ist die Richtung der Lichtstrahlen ohne Einfluss.

In all diesen Versuchen verhielten sich die am aboralen Ende gebildeten Polypen genau wie die am oralen Ende gebildeten.

2. Es ist mir nicht gelungen bei Tubularia mesembryanthemum heliotropische oder geotropische Krümmungen herbeizuführen. Wenn ich den Stamm in der Mitte befestigte und wenn beide Enden allseitig von Seewasser umspült waren, so wuchs an beiden Enden der Stamm bioraler Tubularien in der alten Richtung weiter; gleichviel ob er vertikal oder horizontal lag und gleichviel in welcher Richtung das Licht einfiel. Das ist auffallend, weil die Betrachtung einer Tubularien-Kolonie leicht zu dem Gedanken führen könnte. dass hier heliotropische oder geotropische Reizbarkeit vorhanden sein müsse. Man findet nämlich die Sprosse einer solchen Kolonie auf der Oberfläche des festen Körpers fast alle gleich gerichtet. Die Gleichheit der Orientirung dürfte aber hier vorwiegend durch

die Kontaktreizbarkeit bedingt sein. Die oralen Enden der jungen Sprosse wachsen vom Substrat weg und zwar nahezu senkrecht gegen die Oberfläche desselben. Stehen nun noch die einzelnen Sprosse, wie es meist der Fall ist, sehr dicht nebeneinander, so wirkt der Kontakt der Polypen untereinander auch auf die Orientirung ein, was denselben Effekt hat, wie wenn jeder einzelne Polyp in einem engen Hohlcylinder wachsen würde. So müssen die einzelnen Sprosse nicht nur alle vom Substrat fort, sondern auch nahezu geradlinig von demselben fortwachsen.

3. Dalyell hat an Tubularia indivisa, einer der Tubularia mesembryanthemum sehr ähnlichen Form, beobachtet, dass der Polyp, wenn er einige Zeit gelebt hat, abfällt, und dass an seiner Stelle sich nach mehr oder minder grosser Frist ein neuer Polyp bildet. Sobald sich ein neuer Polyp gebildet hat, beginnt dicht unter ihm das Längenwachsthum des Stammes. Das Wachsthum dauert so lange, als der Polyp besteht, sobald er abgefallen ist, hört auch das Wachsthum auf[1]).

Die gleichen Verhältnisse des Längenwachsthums fand ich auch bei Tubularia mesembryanthemum. Das Längenwachsthum des Stammes fand lediglich dicht unter dem Polypen statt und dauerte so lange, als der Polyp bestand; fiel er ab, so hörte das Wachsthum auf; bildete sich ein neuer Polyp, so trat auch neues Längenwachsthum ein. Bei den bioralen Polypen fand nun an beiden Enden des Stammes gleichzeitig ein Längenwachsthum statt, so dass diese Stämme in kurzer Zeit eine viel grössere Länge erreichten, als ich sie jemals bei den mir von den Fischern der zoologischen Station in Neapel überbrachten normalen Exemplaren gefunden habe.

Dass an beiden Enden der bioralen Thiere dicht hinter dem Polypen ein Längenwachsthum stattfand, war dadurch sicher zu konstatiren, dass die neugebildete Partie dünn und durchsichtig war und sich dadurch mit voller Klarheit von dem älteren undurchsichtigen Stammtheil unterschied. Es verhält

1) Rare and remarkable animals of Scotland. London 1847.

sich also auch für das Wachsthum der aborale Pol bioraler Tubularien wie der orale.

4. Es ist mir nicht gelungen, die Polypen bei der Nahrungsaufnahme zu beobachten; ich habe bei beiden Polypen, bei dem oralen sowohl wie bei dem aboralen wohl jenes plötzliche Zusammenschlagen der Tentakel beobachtet, wie es bei Aktinien erfolgt, wenn sie eine Beute ergriffen haben und dieselbe verschlingen wollen. Ich werde später bei Aktinien zeigen, dass neugebildete, an abnormen Stellen entstandene Köpfe sich auch in Bezug auf das Ergreifen der Nahrung so verhalten wie die normalen Köpfe.

IV.

Der Widerspruch zwischen Allmans Theorie der Polarität und dem Verhalten von Tubularia mesembryanthemum.

1. Ich habe schon in der Einleitung erwähnt, dass Allman gerade auf Grund von Beobachtungen an Tubularia die Theorie der Polarität aufgestellt hat. Der Widerspruch von Allmans Angaben mit meinen Erfahrungen veranlasst mich, auf jene Angaben näher einzugehen.

Die für unsere Zwecke charakteristischste Stelle in Allmans Abhandlung ist folgende:

„There is thus manifested in the formative force of the Tubulariastem a well marked polarity, which is rendered very apparent, if a segment be cut out from the centre of the stem. In this case, no matter in what position the segment may be, that end of it, which was directed downwards or proximally while it formed a part of the unmutilated hydroid will never develope a polypite, but will extend itself as a simple cylindrical prolongation of the coenosarc; while the upper or distal end instead of becoming simply elongated, will shape itself into a true polypite; and all this, though of course not the least difference in structure or form can be detected between the two extremities at the time of section." (Loc. cit. S. 392 u. f.)

In einer Anmerkung fügt Allman hinzu, dass die Beobachtungen von Dalyell, der zahlreiche Durchschneidungen an

Tubularia indivisa vorgenommen habe, sich in vollkommener Uebereinstimmung mit seinen Versuchen befinden. Wenn man die Abhandlung von Dalyell durchliest, so findet man in der That dieselbe Darstellung der Dinge wie bei Allman, wenn auch der Ausdruck Polarität nicht gebraucht wird. Man könnte nun vielleicht denken, dass Tubularia indivisa, an welcher Allman und Dalyell ihre Versuche anstellten, sich typisch anders verhält als Tubularia mesembryanthemum, an welcher ich meine Versuche angestellt habe. Eine gewisse Verschiedenheit scheint allerdings vorhanden zu sein. Dalyell giebt an, dass der horizontal gelegte Stamm von Tubularia indivisa sich aufwärts krümmt, was ich bei Tubularia mesembryanthemum nie beobachtet habe.

Ich glaube aber dennoch nicht, dass bei Tubularia indivisa die formbestimmenden Umstände prinzipiell verschieden sind von denen bei Tubularia mesembryanthemum. Dalyell berichtet nämlich, dass er einmal an beiden Enden eines Mittelstücks von Tubularia indivisa Polypen habe entstehen sehen. „... It may be conjectured that the summit of both had originally constituted a single embryo, which, by partition, developed into two, becoming progressively symmetrical in maturity.“ (Loc. cit. S. 35.).

Um also in dem erwähnten, nur einmal beobachteten Falle die Bildung eines Kopfes an beiden Enden eines Stammes zu erklären, greift Dalyell zu der Annahme, dass der in der Bildung begriffene neue Kopf sich getheilt habe.

An Tubularia mesembryanthemum, welche ausnahmslos an beiden Enden Köpfe bildet, falls beide Enden allseitig von Flüssigkeit umspült sind und hinreichend weites Lumen haben, müsste alsdann diese Theilung immer stattfinden, es müsste in jedem noch so kleinen Stückchen von Tubularia mesembryanthemum ein sich theilender Embryo vorhanden sein. Allein auch wenn man dieser Hypothese Berechtigung zuerkennen wollte, mit der Allman'schen Theorie der Polarität lässt sich die Annahme doch nicht vereinigen, da dieser Theorie zufolge doch wohl die beiden Embryonen immer

an dasselbe, nämlich an das orale Ende gehen müssten; ich habe aber in keinem einzigen Falle beobachtet, dass sich hier zwei Köpfe nebeneinander gebildet hatten.

2. Ich will der Vorstellung Allmans und Dalyelles gegenüber daran erinnern, dass es auch bei Tubularia mesembryanthemum möglich wäre, eine Polarität nachzuweisen, wenn man nämlich die einzelnen, dem Versuch zu unterwerfenden Stämme recht nahe an der Wurzel abschneiden und bei der Auswahl der Exemplare darauf achten würde, dass dieselben an der Basis recht dünn sind. Man würde bei einer solchen Auswahl, die ja ganz gut zufällig bei einem Versuche stattfinden könnte, immer nur am oralen Ende Polypen entstehen sehen; namentlich wenn man nicht sehr lange den Versuch fortsetzt. Wie Allman ein solches Verhalten als den Ausdruck einer „Polarität" des Thierkörpers ansieht, so sprechen einige Botaniker in ähnlichen Fällen von „morphologischen Kräften". Ich glaube, dass bei Tubularia mesembryanthemum jene „morphologische Kraft", welche bestimmt, dass der Polyp sich zuerst am oralen Schnittende eines Torso bildet, wesentlich nichts anderes ist, als die zu grosse Enge des Lumens der Röhre am aboralen Ende des Stammes. Ich will jedoch auf diese hypothetischen Dinge in dieser Abhandlung nicht näher eingehen.

V.

Heteromorphose bei Aglaophenia pluma.

Während es sich bei den Versuchen an Tubularia nur um einen einzelnen Stamm handelt, dessen eines Ende in der Natur in eine Wurzel, dessen anderes in einen Polypen ausläuft, haben wir es im Folgenden mit Thierstöcken zu thun; an die Stelle des Kopfes tritt hier ein mehr oder weniger verzweigter Spross mit vielen Polypen; auf der entgegengesetzten Seite, an der Basis, geht das System (wie bei Tubularia) in eine Wurzel über. Wir wollen nur Versuche an Sprossen anstellen und das der Wurzel zugekehrte Ende derselben das aborale oder basale, das andere freie Ende derselben dagegen das orale oder apikale nennen. Es kam mir darauf an, festzustellen, ob und wie wir am basalen Ende des Sprosses statt der Wurzel eine neue Spitze wachsen lassen können; oder umgekehrt.

1. Bei Aglaophenia pluma (cfr. Fig. 11—13) besteht der Stock aus einem Hauptstamm, von dem nach beiden Seiten Nebenäste ausgehen. Diese Nebenäste tragen auf ihrer der Spitze zugekehrten Seite die Polypen; sie sind gegen die Spitze des Hauptstammes ein wenig konvex und entspringen vom Hauptstamm unter einem spitzen Winkel, der gegen die Spitze des

Hauptstammes offen ist. Nahe der Spitze nehmen die Nebenäste umsomehr an Grösse ab, je näher sie der Spitze sind. An einem Stamm, dem man die Spitze und die Wurzel abschneidet, ist nach den eben angegebenen Merkmalen immer noch zu unterscheiden, welches Ende das basale (ursprünglich der Wurzel zugekehrte) und welches das apikale (ursprünglich der Spitze zugekehrte) ist.

2. Ich schnitt Stämme von Aglaophenia pluma nahe der Wurzel ab und stellte sie vertikal aber verkehrt, d. h. mit der Spitze nach unten in den Sand. Die Spitze steckte lediglich soweit im Sande als nöthig war, um die Thiere in vertikaler Stellung zu fixiren. Der übrige Theil des Sprosses war von Wasser frei umspült. Bei einem Theil dieser Thiere entstanden am basalen Ende neue Spitzen, die gegen den Zenith weiterwuchsen (Fig. 11 u. 12). Zuerst verlängerte sich der alte Hauptstamm, indem er vertikal aufwärts weiterwuchs. Aus diesem entsprangen dann seitlich Nebenäste. Die Polypen dieser Nebenäste sassen ausschliesslich auf der zenithwärts gewendeten Seite der Nebenäste, sie waren also nicht der alten Spitze, sondern der neuen Spitze zugekehrt. Ferner war der spitze Winkel, unter dem die neuen Nebenäste vom Hauptstamme entsprangen, gegen den Zenith hin offen; ebenso war die Konvexität der neuen Aeste gegen den Zenith gerichtet. Es waren also auf diese Weise Thierstöcke hergestellt, die an beiden Enden in eine Spitze ausliefen, die also biapikal waren; wie wenn man an einem Baume statt der Wurzel eine neue Krone wachsen lassen wollte, ohne dass die alte Krone dabei zu Grunde geht. In den hier gezeichneten Exemplaren ist die neugewachsene Spitze noch relativ klein. Ich konnte aus äusseren Gründen den Abschluss des Wachsthums derselben nicht abwarten.

3. Stellte ich solche Stämme von Aglaophenia, welche nahe der Wurzel abgeschnitten waren, deren Spitze aber intakt war, vertikal aber aufrecht (mit dem aboralen Ende nach unten) in den Sand, so unterblieb an dem im Sande stehenden Ende jede Neubildung. Hing ich aber einen solchen Stamm

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

vertikal und aufrecht (mit dem basalen Ende nach unten) auf, sodass das basale Schnittende vom Wasser umspült war, so bildete sich am basalen Ende niemals eine neue Spitze, sondern ausnahmslos eine neue Wurzel.

Es scheint also, dass die Stellung des Aglaopheniastammes mit bestimmt, ob am basalen Schnittende eine Heteromorphose eintritt oder nur eine Regeneration des verloren gegangenen.

4. Das wird durch folgende Beobachtung weiter gestützt. Wenn ich Stämme von Aglaophenia, deren Spitze und Wurzel abgeschnitten war, vertikal aufhing, so dass beide Schnittenden von Wasser umspült waren, so bildete sich an dem nach unten gerichteten Ende stets eine Wurzel — gleichviel ob die apikale oder die basale Schnittfläche nach unten gekehrt war.

An dem nach oben gerichteten Ende entstand in vielen Fällen ein Spross, in anderen Fällen dagegen ebenfalls eine Wurzel. Die Wurzelbildung trat an diesem zenithwärts gerichteten Ende häufiger ein, wenn das basale Ende des Sprosses nach oben gerichtet war, die Sprossbildung trat häufiger ein, wenn das apikale Ende des Sprosses nach oben gerichtet war.

Es gelingt also auch bibasale Aglaophenien herzustellen, und das nach meinen bisherigen Erfahrungen für diesen Zweck günstigste Verfahren besteht darin, Spitze und Wurzel der Sprosse abzuschneiden, und den Spross alsdann vertikal mit der Basis nach oben aufzuhängen.

5. Legte ich solche Bruchstücke, denen Spitze und Basis abgeschnitten war, horizontal und liess ich die Enden von Wasser frei umspülen, so sah ich am aboralen Ende des Bruchstücks nur Wurzeln hervorgehen, am oralen Ende meist Spitzen, ausnahmsweise jedoch auch Wurzeln.

6. Sieht man zunächst von der Möglichkeit ab, dass Wurzeln an jedem Schnittende und unter allen Bedingungen entstehen können, so gelingt es, biapikale Thiere dadurch her-

vorzurufen, dass man Stämme, deren Spitze intakt ist, nahe der Wurzel abschneidet und vertikal aber mit der Spitze nach unten befestigt; will man bibasale Thiere haben, so muss man Stämme, die nahe der Wurzel abgeschnitten sind und denen die Spitze fehlt, vertikal aber mit der Spitze nach abwärts frei aufhängen. Am abwärts gerichteten Schnittende entstanden bisher in meinen Versuchen ausschliesslich Wurzeln, am aufwärts gerichteten Schnittende Spitzen oder Wurzeln. Neben dem Einfluss, den die Lage des Sprosses auf die Organbildung übt, bleibt noch ein uns unbekannter und demgemäss einstweilen noch nicht zu beherrschender Umstand bestehen, der es ermöglicht, dass auch an dem zenithwärts gerichteten Schnittende eine Wurzel entstehen kann. Ich halte es aber für möglich, dass rein äussere Bedingungen (die im Aquarium erfüllt waren, und die man später auch wird beherrschen lernen), auch diese starke Tendenz zur Wurzelbildung bestimmten.

Ob nun wesentlich die Schwerkraft oder das Licht oder beide Umstände für die Ausbildung der Organe entscheidend sind, muss ich noch feststellen. Bei meinen bisher im Dunkelzimmer angestellten Versuchen unterblieb jede Neubildung der abgeschnittenen Organe; wahrscheinlich nicht bloss in Folge des Lichtmangels.

7. Die Wurzeln waren ausgezeichnet durch eine besondere Art von Kontaktreizbarkeit, über die ich nachher sprechen will und durch eine Tendenz zur Abwärtskrümmung.

Wenn an einem Schnittende eines vertikalen Stammes sich eine Wurzel bildete, so wuchs sie — falls sie nicht mit festen Körpern in Berührung kam — zunächst eine kurze Strecke horizontal und dann abwärts (Fig. 13 w_1). Bei horizontal liegenden Stämmen wuchs die Wurzel direkt abwärts. Es bildeten sich bei diesen operirten Thieren aber auch häufig Adventivwurzeln mitten am Stamme, — bei den unversehrt im Golf gefundenen Thieren habe ich diese Adventivwurzeln nie gefunden. Diese Adventivwurzeln wuchsen nun direkt abwärts zur Erde (Fig. 13 w_2). Am merkwürdigsten nahm sich das

aus, wenn solche Adventivwurzeln an einem verkehrt (mit der Spitze nach unten) im Sande steckenden Stamm entstanden; dann wuchs die Wurzel der Spitze zu. Diese abwärts wachsenden Wurzeln zeigten gelegentlich Torsionen und Einrollungen, wie man sie sonst bei Ranken findet.

8. Die neu entstehenden Sprosse verhalten sich umgekehrt wie die Wurzeln: sie wachsen vertikal aufwärts. Am schönsten zeigt sich dieser Gegensatz zwischen Wurzel und Spross, wenn an der neugebildeten Wurzel selbst neue polypentragende Sprosse entstehen. In Fig. 13 ist ein Spross gezeichnet, der vertikal mit der Spitze nach oben fixirt war, die Spitze war abgeschnitten worden. An Stelle derselben wuchs eine neue Wurzel w_1 aus dem Hauptstamm zuerst horizontal, dann abwärts. Aus der Wurzel w_1 ist eben ein junger Spross s im Entstehen begriffen, welcher vertikal aufwärts wächst.

An einem anderen Stamm waren alle Seitenäste zu Grunde gegangen; derselbe war vertikal aufgehangen. Ich glaubte schon, derselbe sei abgestorben, als aus der Mitte des Stammes sowohl Wurzeln als auch neue polypentragende Sprosse zu entstehen begannen, die Wurzeln an tiefer gelegenen Stellen des Stammes, die Sprosse an höher gelegenen Stellen. Die Sprosse wuchsen aufwärts, die Wurzeln abwärts. Ich habe aber nicht nur am Hauptstamm und an Hauptwurzeln, welche in der Verlängerung des Stammes wachsen, solche Sprosse entstehen sehen, sondern auch an den Adventivwurzeln. Auch hier wuchsen die Sprosse stets zenithwärts. Endlich habe ich am Stamme horizontal gelegter Stöcke neue Sprosse entstehen sehen, die ebenfalls aufwärts wuchsen. Wenn ich dagegen bei horizontal gelegten Sprossen die Spitze abschnitt, und diese Spitze ohne jede Heteromorphose oder Missbildung regenerirt wurde, so zeigte dieselbe nach meinen bisherigen Erfahrungen keine Aufwärtskrümmung.

9. Alle neugebildeten Sprosse entstanden auf der Zenithseite des Stammes oder der Wurzel (vgl. Fig. 13 s), gleichviel ob sie am Hauptstamm oder aus Nebenwurzeln entsprangen;

während die Nebenwurzeln an horizontal gelegten Stämmen an der Unterseite derselben entsprangen. Ob all diese Erscheinungen von der Schwerkraft allein bedingt sind, will ich durch spätere Versuche zu entscheiden versuchen.

10. Diejenige Form der Kontaktreizbarkeit, welche ich als Stereotropismus bezeichnet habe, spielt eine grosse Rolle im Wachsthum der Wurzel von Aglaophenia. Die Wurzeln heften sich, wenn sie mit einem festen Körper in Berührung kommen, an diesem fest (mit Hilfe eines Sekrets?) und wachsen auf der Oberfläche desselben weiter. Diese Anheftung ist eine Reizerscheinung, welche erst durch den Kontakt mit dem festen Körper selbst ausgelöst wird. Bringt man nämlich die Wurzel mit einem festen Körper in Kontakt, so bleibt sie nicht unmittelbar an demselben haften, sondern erst wenn der Kontakt einige Zeit (oft bis 24 Stunden) dauert, erfolgt die Anheftung. Nur der im Wachsthum begriffene Theil der Wurzel ist im Stande, sich an der Oberfläche eines Objektträgers festzuhalten. Die Adhäsion am festen Körper ist eine so starke, dass es nicht möglich ist, eine Wurzel von dem Substrat, auf dem sie haftet, durch Zug zu trennen; sie reisst eher ab, als dass sie sich ablöst. Dass der Spross einer Aglaophenia vom festen Körper sich fortkrümmt, habe ich bis jetzt nicht beobachtet. Dagegen habe ich mit Sicherheit konstatirt, dass wachsende polypentragende Sprosse mit einem festen Körper in Kontakt gebracht, sich niemals an diesen anheften, wie lange man auch warten mag, während diese Reizwirkung bei wachsenden Wurzeln mit Sicherheit eintritt. Ich habe mich auch überzeugt, dass die Adventivwurzeln an die Wand eines Becherglases gebracht, sich sofort an dieselbe fest anheften und dicht auf der Oberfläche derselben weiterwachsen. —

11. Sobald die Wurzel mit einem festen Körper in Kontakt kommt, gewinnt sie neues Leben. Sie beginnt von dem Augenblick an rapid in die Länge zu wachsen und sie übertrifft in wenigen Tagen die anderen neugebildeten gleichartigen und bis dahin gleich grossen Wurzeln, welche

ohne Kontaktreize weiter wachsen müssen, ganz erheblich an Länge [1]).

Noch in einer zweiten Hinsicht hat die Anheftung der Wurzel an feste Körper Einfluss auf die Form. Während wir vorhin sahen, dass bei den allseitig von Wasser umspülten Wurzeln die neuen Sprosse an der Zenithseite der Wurzeln entstehen, entstehen die Sprosse bei den am festen Substrat haftenden Wurzeln auf der dem Substrat gegenüberliegenden Seite der Wurzeln. Allein auch diese Sprosse wachsen weiterhin gegen den Zenith, wenn auch nicht streng vertikal.

12. Bei den Wurzeln von Aglaophenia habe ich eine auf das Wachsthum bezügliche Erscheinung beobachtet, welche bisher nur bei Pflanzen bekannt war.

Das Längenwachsthum der Wurzel findet nur in einer ganz kleinen nahe der Spitze gelegenen Zone statt (während an der übrigen Wurzel kein Längenwachsthum stattfindet). Das liess sich in folgender Weise darthun: Ich liess Wurzeln von Aglaophenia an einem Objektträger sich anheften und an der Oberfläche desselben weiterwachsen. Alsbald erschien dicht hinter der Spitze eine kleine Vorwölbung, die erste Anlage eines neuen Sprosses, der am nächsten Tag bereits eine Länge von 1—2 mm hatte und bald darauf Polypen trug. Ich markirte die Stelle der Vorwölbung auf dem Objektträger, indem ich von ihr aus eine Linie in denselben einritzte. Der Ort des Sprosses auf der Glasplatte blieb dauernd derselbe, die Spitze selbst aber rückte von Tag zu Tag um ca. 1 mm vor. Es konnte also nur in dem vor dem

[1]) Dalyell hat schon bei Sertularia halecina beobachtet, dass aus abgeschnittenen Stücken Neubildungen entstehen, welche an anderen festen Körpern adhäriren und dabei abnorm lang werden. „These coming in contact with a solid surface have a tendency to adhere and to extend in irregular prolongations surpassing the natural increment.“ (Rare and remarkable animals of Scotland. S. 165.)

Dass der Kontaktreiz die Ursache des gesteigerten Längenwachsthums ist, hat Dalyell nicht beachtet. Er betont die Irregularität des Wachsthums, während es sich doch um eine echte und gesetzmässige, durch äussere Umstände zu erzielende Reizwirkung handelt.

jungen Spross gelegenen kleinen Bezirk ein Längenwachsthum stattgefunden haben.

Da die neuen Sprosse dieser Wurzeln immer nur nahe oder dicht hinter der Wurzelspitze sich bildeten, so waren die aus der Wurzel entsprungenen Sprosse immer um so grösser und um so älter, je weiter sie von der Spitze der Wurzel entfernt waren.

13. Zu diesen Versuchen, die im Monat April stattfanden, benutzte ich geschlechtsreife Aglaophenia. Eines Tags bemerkte ich eine Anzahl kleiner (ca. $^1/_2$—1 mm langer) weisslicher kegelförmiger Larven, die über den Boden des Aquariums nach der Fensterseite desselben hinkrochen und hier sitzen blieben. Am nächsten Morgen aber waren sie alle verschwunden, so dass ich nur vermuthen kann, dass diese im Augenblick der Beobachtung wahrscheinlich positiv heliotropischen Organismen Larven von Aglaophenia waren.

VI.

Heteromorphose bei Plumularia pinnata.

1. An Plumularia pinnata, welche der Form nach Aglaophenia pluma sehr ähnlich ist, habe ich eine Reihe ähnlicher Versuche gemacht wie bei Aglaophenia, von denen ich nur einen hier mittheilen will.

Eine Reihe von Stöcken wurde nahe der Wurzel abgeschnitten und vertikal aber verkehrt d. h. mit der Spitze nach unten in den Sand gesteckt. Bei einzelnen aber sehr wenigen fand nun am aboralen Pol direkt eine Neubildung einer Spitze statt, so dass ich nunmehr biapikale Thiere hatte, ähnlich den von Aglaophenia pluma, nur war die neue Spitze nicht ganz so regelmässig gebildet; auf der einen Seite des Hauptstammes fehlte beispielsweise gelegentlich ein Nebenast. In der Mehrzahl der Versuche aber entstanden Gebilde wie die in Fig. 14a und 14b dargestellten. Aus dem alten Hauptstamm a b wuchs das neue Stück b c anfangs vertikal weiter bis ein neuer Spross c e sich bildete, der meist vertikal aufwärts wuchs; die Polypen dieser neuen Sprosse c e befanden sich alle auf der Zenithseite der Nebenäste, so dass die neuen Sprosse c e zu dem alten Spross a b in Bezug auf eine horizontale Achse symmetrisch orientirt waren; von da an begann der Hauptstamm in horizontaler Richtung und endlich nach abwärts zu wachsen.

2. Die aus der Verlängerung des Hauptstammes entstehenden Neubildungen b c, die erst horizontal, dann abwärts wuchsen,

hatten alle die Kontaktreizbarkeit der Wurzeln, den positiven Stereotropismus. Mit festen Körpern in Kontakt gebracht, hefteten sie sich an der Oberfläche desselben an und verhielten sich so, wie die Wurzeln von Aglaophenia pluma. Nur die im Wachsthum begriffenen Theile der Wurzel waren im Stande sich an feste Körper anzuheften. Auch hier zeigte sich wieder der Einfluss der Kontaktreize auf den Ort der Entstehung der Sprosse, den wir schon bei Aglaophenia kennen gelernt haben. Während an der allseitig von Wasser umgebenen Wurzel die Sprosse fast ausnahmslos an der Zenithseite entstanden, bildeten sie sich, sobald die Wurzeln an der Oberfläche eines festen Körpers hafteten, an der dem Substrat gegenüberliegenden Seite der Wurzel.

Die Versuche waren in einem Aquarium angestellt, welches vom Fenster sehr weit entfernt war, und in welches die sehr schwachen Lichtstrahlen daher nahezu horizontal einfielen. Trotzdem wuchsen die Sprosse vertikal weiter. Das scheint nicht dafür zu sprechen, dass das Licht in diesem Falle einen Einfluss auf den Ort der Organbildung geübt habe.

Das Protoplasma zog sich aus demjenigen Theile des Sprosses der im Sande steckte zurück.

VII.

Heteromorphose bei Eudendrium (racemosum?).

Eudendrium (racemosum?) (Fig. 15a und 15b) hat einen Hauptstamm, der an der Spitze in einen Polypen ausläuft, an der Basis in eine Wurzel, welche an festen Körpern adhärirt. Kräftige Seitensprosse entspringen am Stamm und wachsen aufwärts, der Spitze zu. Sie tragen ebenfalls an ihrem Ende Polypen. An diesen können wieder neue Sprosse entstehen, die alle mit ihrer Spitze der Spitze des Hauptstammes zustreben. Ich schnitt Stämmen von Eudendrien die Spitze und die Wurzel ab und hing sie vertikal, theils mit der Spitze theils mit der Basis nach unten im Aquarium auf. Beide Enden waren von Wasser umspült. An beiden Enden begann der Stamm zu wachsen und an beiden Enden bildeten sich Polypen (Fig. 15a und 15b). Alle Eudendrien wurden biapikal, wie Tubularia mesembryanthemum im gleichen Falle. Nur mit dem Unterschied, dass bei Eudendrium an der Schnittfläche des Stammes gelegentlich neben den apikalen Neubildungen auch Wurzeln entstanden, was bei Tubularia nicht der Fall war.

Um die Stücke in vertikaler Stellung frei im Aquarium zu erhalten, hatte ich sie durch Bleiplatten gesteckt, in welche feine Löcher gebohrt waren. Die Platte ruhte auf einem Becherglase. Während so die oberen Enden im Aquarium sich befanden, in welchem das Seewasser stetig erneuert wurde, tauchten die unteren

Enden der Stämme in das Becherglas, in welchem die Wassercirkulation ungleich viel schwächer war als im übrigen Aquarium. Es bestand auch ein auffallender Unterschied zwischen den Neubildungen an diesem unteren Ende und den am entgegengesetzten Ende. Die unteren im schlecht durchlüfteten Wasser befindlichen Enden bildeten zwar einen neuen Polypen am Hauptstamm, aber das Wachsthum war gering und die Bildung neuer Nebensprosse unterblieb ganz oder war minimal im Vergleich zu den entsprechenden Vorgängen am anderen Ende. (Möglicherweise könnten auch Licht und Schwerkraft hierbei einen Einfluss geübt haben.) Wir werden im Folgenden nur diejenigen Neubildungen berücksichtigen, welche an dem zenithwärts gerichteten Ende vertikal stehender Stämme entstanden.

2. War das basale Ende des Stammes nach oben gekehrt und bildeten sich neue Seitensprosse, so strebten dieselben nicht der alten, nach unten gerichteten Spitze des Systems zu, sondern der neuen, welche zenithwärts gerichtet war. In Fig. 15a und 15b ist a b der alte Stamm, b c die regenerirte, a d die heteromorphe Spitze am aboralen Ende. Die hier entstandenen neuen Sprosse S streben alle der heteromorphen Spitze d zu.

In einer grösseren Zahl von Fällen bildeten sich aber auch an den alten Seitensprossen, nachdem der Stock verkehrt aufgehangen war, neue Sprosse. Dieselben wuchsen zum Theil nicht zur alten Spitze, sondern in entgegengesetzter Richtung zur neuen Spitze, zenithwärts. Fig. 15b zeigt einen solchen Fall. Nachdem der ganze Stamm verkehrt im Aquarium aufgehangen war, entstand am Nebensprosse e ein neuer Zweig S^1, der zenithwärts zur neuen Spitze weiter wuchs. Er hatte sich auch an der oberen Seite des Sprosses e gebildet.

Es handelt sich also bei der Anordnung der neuen Organe bei Eudendrium so wenig wie bei Tubularia oder Aglaophenia um eine durch innere Strukturverhältnisse endgültig bestimmte Polarität, sondern um Reizwirkungen, bei denen nicht allein die inneren Strukturverhältnisse, sondern diese und die äusseren Reizursachen zusammengenommen den Effekt bestimmen. Die äusseren

Reizursachen, um die es sich hier handelt, sind wohl das Licht und möglicherweise die Schwerkraft.

3. Der Einfluss des Lichtes auf die Neubildungen der Polypen an Eudendrien zeigt sich unverkennbar, wenn man die Zahl der nach der Fensterseite des Stammes entstehenden neuen Polypen und Zweige mit der Zahl der auf der Zimmerseite entstehenden vergleicht. Diese Zahl ist auf der Fensterseite ungleich viel grösser.

Zweitens aber sind die Sprosse auch positiv heliotropisch. Ich schnitt den Hauptstamm an der Basis nahe der Wurzel ab; an der Spitze des stehengebliebenen Stumpfes bildete sich ein neuer Polyp. Der Stamm begann darauf rapide zu wachsen. Der wachsende apikale Theil des Stammes krümmte sich der Fensterseite des Aquariums zu. Die nicht wachsenden Theile erfuhren keine heliotropischen Krümmungen.

4. In einem Falle habe ich eine Erscheinung beobachtet, die es wahrscheinlich macht, dass auch durch Wasserströmung, wenn sie längere Zeit in stets gleicher Richtung einen wachsenden Eudendriumstamm affizirt, Wachsthumskrümmungen hervorgerufen werden können. Neben einem wachsenden Eudendrium-Stamm befand sich die Analöffnung einer kräftigen Ascidie, so dass der von dieser ausgespieene Wasserstrahl den Eudendriumstamm traf. Der vom Wasserstrahl getroffene wachsende Theil des Eudendriumstammes krümmte sich konkav gegen die Quelle der Strömung. Die übrigen sonst gleich behandelten Stämme derselben Kultur hatten sich alle gegen die Lichtquelle gekrümmt. Die Beobachtung zeigt auch, dass der Rheotropismus dieser Eudendriumstämme — falls es sich in diesem Falle um solchen handelt — den Heliotropismus zu überwiegen und zu verdecken im Stande ist.

5. An den Stellen, wo die Stämme in Kontakt mit der Bleiplatte waren, hatten sich in einigen Fällen, in denen der Kontakt ein besonders fester war, Wurzeln — ganz in der Mitte des Stammes — gebildet, welche sich an der Bleiplatte festhefteten und auf ihr sich verzweigten. Bibasale Eudendrien habe ich noch nicht erzielen können.

VIII.

Heteromorphose bei Sertularia (polyzonias?).

1. Sertularia polyzonias bildet mehrfach verzweigte Stöcke, deren Sprosse alle der Spitze zustreben. Es gelingt bei diesen Thieren Heteromorphosen zu erzielen; aber wie nicht zwei der bisher betrachteten Thiere in Bezug auf die näheren Umstände der Heteromorphose genau übereinstimmten, so hat auch die Heteromorphose bei Sertularia ihre specifischen Eigenthümlichkeiten. Ich schnitt Stöcke nahe der Wurzel ab und steckte sie verkehrt, mit der Basis nach oben, in den Sand. An der basalen Schnittstelle entstanden sowohl Wurzeln als auch Sprosse (Fig. 16 a und 16 b). Aber während der Spross aufwärts (und zwar in der Richtung der Lichtstrahlen) wuchs, wuchs die Wurzel abwärts von der Lichtquelle fort[1]). Die Wurzeln von Sertularia sind, wie ich früher schon gezeigt habe, negativ, die Sprosse positiv heliotropisch. In der angegebenen Weise kann man biapikale Stöcke leicht herstellen. Man findet aber auch nicht selten das in Fig. 16 c dargestellte Verhalten, dass aus dem Hauptstamm eine negativ heliotropische Wurzel entsteht und aus dieser (auf der dem Licht zuge-

1) Vergleiche meine Abhandlung: „Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen". Pflügers Archiv. Bd. 47.

kehrten Seite derselben) erst neue positiv heliotropische Sprosse hervorwachsen. Dieses letztere Verhalten entspricht dem bei Plumularia pinnata so häufig beobachteten.

Die Wurzeln haben wie die Wurzeln der übrigen Hydroidpolypen positiven Stereotropismus: mit festen Körpern in Kontakt gebracht, heften sie sich an der Oberfläche derselben fest. Sobald die Wurzel sich angeheftet hat, wird der Ort, der an der Wurzel sich bildenden Sprosse durch den Kontaktreiz bestimmt: die neuen Sprosse entstehen alsdann auf der dem Substrat gegenüberliegenden Seite der Wurzel.

Die Thatsache, dass an der Basis des Organs gleichzeitig nebeneinander Wurzeln und Sprosse entstehen können, ist auch bei ganz bestimmten pflanzlichen Organen beobachtet, z. B. bei Bruchstücken von Blättern, die an ihrer Basis Wurzeln und Sprosse bilden. — Aus dem Stück des Sprosses, der in den Sand gesteckt wurde, zog sich das Protoplasma zurück.

2. Schnitt ich vertikal und aufrecht (mit der Spitze nach oben) stehenden Stämmen die Spitze ab, so trat in der überaus grossen Mehrzahl der Fälle einfache Regeneration der Spitze ein. Nur ein- oder zweimal sah ich abnormer Weise an der Spitze eines vertikal aufrecht stehenden Stockes eine Wurzel entstehen, die dann wieder negativ heliotropisch war.

3. An verkehrt stehenden Stämmen entstanden zuweilen mitten am alten Stamm neue Sprosse auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite der Sprosse. Dieselben wuchsen ihrem positiven Heliotropismus gemäss, falls das Licht von oben kam aufwärts, dem oberen basalen Schnittende zu.

Wurzeln, die mitten am Stamm verkehrt stehender Stöcke sich bildeten (Fig. 16), wuchsen, wenn das Licht von oben hereinfiel, abwärts und zur Zimmerseite, also zum apikalen Schnittende hin.

4. Driesch hat an Sertularella polyzonias, die unter „ungünstigen“ Bedingungen kultivirt wurden, eine Wachsthumserscheinung beobachtet, die ich bei meinen Sertularien nie gefunden habe; „an Stelle normaler Personen bildeten sich

Stolonen“ [1]). Ich habe aber solche Abnormitäten bei Gonothyraea Lovenii beobachtet, die ich in mangelhaft durchlüfteten Aquarien kultivirte.

Ich werde später vielleicht Gelegenheit haben, auf diese Erscheinung zurückzukommen.

1) H. Driesch. Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zoolog. Jahrbücher, herausgegeb. v. Spengel. Bd. V. S. 150.

IX.

Heteromorphose bei Gonothyraea Lovenii.

Stämme von Gonothyraea Lovenii, die nahe der Wurzel abgeschnitten und in vertikaler Stellung mit der Spitze nach unten in den Sand gesteckt waren, bildeten an dem nach oben gerichteten basalen Ende neue Spitzen, so dass auf diese Weise biapikale Stöcke entstanden.

Der Einfluss der Kontaktreize auf das Längenwachsthum der Wurzeln war hier ganz besonders ausgeprägt: Wurzeln, die mit der Oberfläche fester Körper in Kontakt gebracht wurden, wuchsen vielfach rascher, als die mitten im Wasser ohne Kontakt wachsenden Wurzeln.

Brachte man die Wurzeln an den Wasserspiegel, so wirkte die Oberfläche des Wassers wie ein fester Körper auf die Wurzel: dieselbe begann rapide in die Länge zu wachsen, wobei sie der Oberfläche des Wassers (wie der Oberfläche eines festen Körpers) sich anschmiegte. Sobald eine Wurzel an einem festen Körper adhärirte, entstanden die neuen Sprosse an derjenigen Seite der Wurzel, welche dem festen Substrat gegenüberlag. Meist wuchsen diese Sprosse alsdann zunächst senkrecht gegen die Oberfläche des festen Körpers weiter. Wenn an Wurzeln, die am Wasserspiegel weiterwuchsen, neue Sprosse entstanden, so wuchsen die letzteren senkrecht gegen den Wasserspiegel nach abwärts.

X.

Ueber den Ort der Tentakel-Bildung bei Cerianthus membranaceus.

1. Ich will jetzt zur Besprechung von Versuchen an Thieren übergehen, die in Bezug auf die Organbildung der Polaritätstheorie Allmans zu entsprechen scheinen, und bei welchen es mir nicht gelungen ist, an Stelle eines aboralen Poles einen Kopf wachsen zu lassen. Diese Versuche führten aber zur Herstellung mehrerer übereinandergelegener Köpfe an ein und demselben Thiere (vgl. Tafel Fig. 2 u. 3). Die Reizbarkeit der neuen Köpfe konnte bequem mit der des alten verglichen werden, was bei Tubularia z. B. in Bezug auf die Fähigkeit der Nahrungs-Aufnahme nicht ausgeführt worden war. Dabei hatte ich ferner Gelegenheit, neue Beziehungen der Reizbarkeit zur Körperform sowie eine Grundbedingung des Wachsthums zu untersuchen, welche auf eine weitere als die bisher bekannte Uebereinstimmung der allgemeinen Lebenserscheinungen bei Thieren und Pflanzen hinweist.

Es handelt sich um Versuche an Cerianthus membranaceus. Dieses Thier besteht aus einem schlanken, glatten, kreiscylindrischen, weichen Körper, der an seinem oralen Ende (a Fig. 7) eine mächtige Krone langer Fangarme führt, dessen aborales Ende (b Fig. 7) glatt und abgerundet ist.

Die Fangarme am oralen Pol stehen an der Mundscheibe, in zwei konzentrische Kreise geordnet; der äussere Kreis be-

steht aus langen, der innere Kreis aus dünnen und kurzen Tentakeln. In der Mitte des Kreises befindet sich die Mundöffnung, die auch zugleich als After dient. Der Körper des Thieres ist bekanntlich hohl und der Leser, der nicht speziell zoologisch gebildet ist, stellt sich das Thier am besten als einen Sack mit elastischen, kontraktilen Wänden vor, dessen Oeffnung von Fangarmen umgeben ist.

Das Thier, welches ich in Neapel in 5—10 cm langen Exemplaren zur Verfügung hatte, ist im Mittelmeer sehr verbreitet und eignet sich besonders deshalb zu physiologischen Versuchen, weil es sehr zäh und relativ langlebig ist. Es lebt in einer schleimigen Hülle im Sand eingegraben. Nur der Kopf wird aus der Hülle, welche durch Hautsekrete des Thieres gebildet wird, herausgestreckt, um die Beute — kleine Seethiere — zu ergreifen.

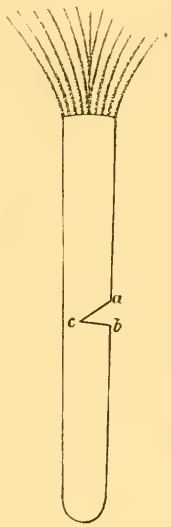

Fig. 1.

2. Bei einer grossen Zahl solcher Cerianthen machte ich in der Mitte einen queren Einschnitt a c b (Fig. 1 im Text). An der Schnittfläche b c beginnen in solchen Fällen nach einigen Tagen neue Tentakel zu sprossen, welche rasch wachsen und nach Form, Farbe und Zeichnung mit den Fangarmen des oralen Pols übereinstimmen. An der anderen Schnittfläche a c habe ich auch nicht die Spur einer neuen Tentakel-Bildung jemals wahrnehmen können. Tafel Fig. 10 zeigt ein solches Thier, 8 Tage nachdem der Einschnitt erfolgt war. Am unteren Schnittende sprossen Tentakel, der obere Schnittrand f ist frei von Tentakeln. Dagegen erfährt der Schnittrand a c (Fig. 1) solche Veränderungen, welche zu einer Abrundung dieses Theils führen und ihn dem Fuss ähnlich machen. Ich habe über Hundert solcher Versuche angestellt und stets den gleichen Erfolg gehabt. Um die Tentakel-Bildung zu erzielen, ist es nöthig, das Zusammenheilen der Schnittränder an den ersten Tagen zu verhindern. Ich erreichte das

am einfachsten, indem ich die angeschnittenen Thiere auf ein Drahtnetz legte; sie bohrten sich dann mit dem aboralen Ende durch die Maschen des Drahtnetzes bis zur Stelle des Einschnitts durch. Der Draht schob sich so zwischen die Wundränder und die Zusammenheilung der Schnittränder unterblieb. Es bildete sich ausser den Rand-Tentakeln noch eine Mundscheibe, dann die inneren Tentakel, und das Thier hatte zwei übereinander befindliche morphologisch nach demselben Typus gebaute Köpfe.

In Fig. 2 und 3 sieht der Leser solche Thiere, a ist der alte, b der neue Kopf; der neue Kopf in Fig. 2 ist ca. 3 Monate alt, der neue Kopf in Fig. 3 ist viel jünger. Es gelang mir auch in derselben Weise Thiere mit drei übereinander gelegenen Köpfen herzustellen; es hätte mich nichts daran verhindert, auch noch mehr übereinander gebildete Köpfe bei einem Thiere wachsen zu lassen, wenn ich daran Interesse gefunden hätte.

Es fiel mir aber auf, dass die Neubildung des Kopfes und das Wachsthum der neuen Tentakel im Allgemeinen ein um so rascheres und beträchtlicheres ist, je näher der Einschnitt am oralen Pol liegt. Bei den Thieren mit drei Köpfen hatte der dem Fuss am nächsten gelegene die schwächsten Tentakel.

Erfolgte der Einschnitt ganz nahe dem aboralen Pol, so unterblieb die Bildung eines neuen Kopfes. Fig. 3 zeigt dem Leser ein Thier, dem ich gleichzeitig zwei Einschnitte, bei b und bei c, gemacht hatte, den einen bei b mehr in der Mitte, den zweiten bei c näher dem aboralen Ende. Der Leser sieht, dass aus dem Einschnitt bei b neue Tentakel gewachsen sind, während aus dem Einschnitt am Fussende bei c keine Tentakel sprossten, obwohl die Zusammenheilung der beiden Schnittränder verhindert worden war. In der Zeichnung, die nach dem Leben ausgeführt ist, erscheint der Schnitt relativ weit vom Fussende entfernt. Das liegt daran, dass das aborale, hinter dem zweiten Einschnitt befindliche Ende c d des Thieres stark gestreckt, die vor dem Einschnitt gelegene Partie

dagegen kontrahirt ist. Der Leser sieht also, dass nach einem solchen Einschnitt beide Theile bis zu einem gewissen Grad unabhängig von einander werden; ähnlich wie bei einer Rückenmarksdurchschneidung an einem höheren Thiere der Einschnitt auch die beiden Theile des Thieres bis zu einem gewissen Grade von einander unabhängig macht.

3. Ich habe in der Litteratur keine Angabe darüber finden können, ob eine solche Beobachtung an einem anderen Thiere früher schon gemacht ist; es ist aber bekannt, dass aus dem Körper einer Hydra eine neue Hydra hervorsprossen kann, die wächst und nach einer gewissen Zeit sich vom Mutterthier ablöst, um ein selbständiges Dasein zu führen. So lange sie am Mutterthiere sitzt, ist dieses als ein Thier mit zwei übereinander befindlichen Köpfen anzusehen; denn die Leibeshöhlen des jungen und alten Thieres kommuniziren. Allein von einer solchen Hydra ist unser Cerianthus wesentlich verschieden. Während bei Hydra nicht nur ein Kopf, sondern ein ganzer Hydrakörper sprosst, bleibt es in unserem Falle nur bei der Bildung der Mundscheibe. Während bei Hydra der neue Spross mit der Zeit sich ablöst, bleibt der neue Kopf bei Cerianthus für immer am Mutterthier. Während ferner bei Hydra das neue sprossende Thier die volle Zahl der Tentakel wie das Mutterthier bekommt und wie dieses einen kreiscylindrischen Körper hat, ist bei Cerianthus die Zahl der sprossenden Tentakel abhängig von der Grösse der Schnittfläche. Je kleiner der Einschnitt, um so geringer ist die Zahl der sich bildenden Tentakel. Es ist also nur ein der Grösse des Einschnitts entsprechendes Segment eines Kopfes, das sich bei einem solchen Einschnitt in den Cerianthus bildet. Wenn der Leser die Abbildungen betrachtet, so findet er, dass die Zahl der neuen Tentakel der Grösse des freien Schnittrandes entspricht und mit dieser zu- und abnimmt.

4. Ich schnitt aus der Wand von Cerianthus rechteckige Stücke aus, indem ich Kopf und Fuss quer abschnitt und das Mittelstück durch einen Längsschnitt halbirte. Diese rechteckigen Stücke bilden nur an einem der vier Schnitt-

ränder Tentakel und zwar an demjenigen Rande, welcher gegen den oralen Pol des Thieres gerichtet war. Ist a b c d (Fig. 2 im Text) ein solches Stück, so sprossen die neuen Tentakel ausschliesslich an der Seite a b hervor. Die drei übrigen Seiten bleiben absolut frei von jeder Tentakelbildung.

Bis dahin gleicht der Versuch dem analogen Versuch bei Hydra [1]). Aber während bei Hydra das herausgeschnittene Stück sich zu einem neuen Cylinder formt und eine neue seitlich geschlossene Leibeshöhle bildet, bevor die Tentakel sprossen [2]), sprossen bei den Cerianthusstücken die Tentakel, ohne dass eine neue Leibeshöhle sich bildet, ja selbst, wenn noch das Entoderm frei zu Tage liegt. Zum Zusammenheilen der von Tentakeln freien Schnittränder und zur Bildung einer neuen Leibeshöhle braucht es überhaupt dabei nicht zu kommen. In Fig. 4 sieht der Leser ein solches Bruchstück, welches kräftig sprossende Tentakel hat, während die Leibeshöhle noch offen ist und das Entoderm frei zu Tage liegt. Die Schnittränder zeigen Einrollungen und Zusammenziehungen, worüber ich später noch einiges sagen werde. Fig. 6 zeigt dasselbe 2 Monate später, die Schnittränder haben sich aneinandergelegt, und das Thier hat eine gewisse Aehnlichkeit mit einem normalen Cerianthus. Es haben sich auch neben den grossen Randtentakeln die inneren kleineren Tentakel gebildet, aber — und darin liegt wieder ein Unterschied gegenüber den Erscheinungen bei Hydra — die Zahl der Tentakel beträgt der Grösse des oralen Schnittrandes entsprechend, nur einen Bruch-

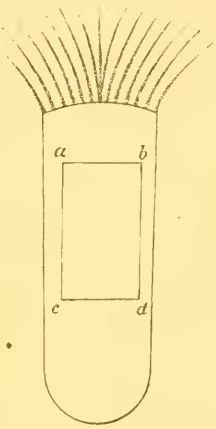

Fig. 2.

[1]) Vergl. Ischikawa, Trembley's Umkehrungsversuche an Hydra u. s. f. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 49, S. 441.

[2]) Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebenden Materie. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 29.

theil der Tentakelzahl des vollständigen Kopfes. Ferner vereinigen sich nicht die beiden Enden der Tentakelreihe, um einen geschlossenen Kreis zu bilden.

Es braucht nach alledem kaum noch besonders hervorgehoben zu werden, dass die Tentakelbildung unabhängig ist von äusserer Nahrungszufuhr; ohne Leibeshöhle ist ja dazu keine Möglichkeit. Sind die Stücke allzu klein, so kann die Tentakelbildung ganz unterbleiben.

Die folgenden Versuchsergebnisse sind nach dem Gesagten selbstverständlich; durchschneidet man einen Cerianthus der Quere nach vollständig, so bildet das aborale Stück einen neuen Kopf, der die normale Zahl von Tentakeln hat, während bei dem oralen Stück, welches einen Fuss neu zu bilden hat, an der Schnittfläche neue Substanz sich ansetzt, welche die Kontinuität der Ektodermfläche an diesem Ende wieder herstellt und welche auch die abgerundete Form des Fusses annimmt.

Schneidet man einem Cerianthus Kopf und Fuss zugleich ab, so bildet das Mittelstück an der oralen Schnittfläche neue Tentakel, an der aboralen Schnittfläche einen neuen Fuss. (Die letztere Neubildung ist rascher beendet als die erstere.) Doch müssen die abgeschnittenen Stücke in dem Falle eine gewisse Grösse übersteigen.

5. Ich habe nun versucht durch besondere Orientirung gegen Schwerkraft und Licht, oder durch Kontaktreize einen Einfluss auf den Ort der Tentakelbildung zu üben; diese Versuche misslangen bis jetzt alle schon dadurch, dass es mir unmöglich war, das Thier in irgend einer abnormen Lage dauernd zu fixiren. Das nächste Kapitel giebt über die Gründe dieses Verhaltens näheren Aufschluss.

Es unterliegt somit einstweilen der Ort der Tentakelbildung bei Cerianthus folgendem Gesetz, das nur eine etwas veränderte Formulirung der Polaritätstheorie Allman's ist:

Der Ort der Tentakelbildung an einem Bruchstück von Cerianthus hängt ab von der Orientirung, welche das Bruchstück am unversehrten Thier hatte,

und zwar wachsen stets an demjenigen Schnittende Tentakel, welches dem oralen Pol des unversehrten Thieres zugekehrt war.

Wenn man also für irgend welchen Zweck wissen wollte, wie ein Bruchstück eines Cerianthus im unversehrten Thiere orientirt gewesen sei, so brauchte man nur abzuwarten, bis die Tentakel sich neu bilden; die Seite, an welcher die Tentakel sprossen, ist diejenige, welche dem Kopf zugekehrt gewesen war.

XI.

Beziehungen zwischen Form und Reizbarkeit bei Cerianthus.

1. Bekanntlich ist man im Stande aus dem physikalischen Verhalten des Bruchstückes eines Krystalls zu erkennen, wie das Bruchstück im Krystall orientirt gewesen war. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob nicht auch bei lebenden Thieren sich ähnliche Beziehungen zwischen der Körperform und der Reizbarkeit nachweisen lassen, wie die zwischen geometrischer Form und dem physikalischen Verhalten bei Krystallen. In der That besteht eine solche Beziehung bei Cerianthus, und dieselbe ist nicht nur beim unversehrten Thier, sondern auch beim Thiere ohne Kopf oder ohne Fuss, ja selbst unter Umständen bei blossen Bruchstücken erkennbar, so dass es unter Umständen möglich ist, schon aus dem Verhalten eines Bruchstückes gegen äussere Kraft zu ersehen, welches Ende desselben dem oralen Pol des ursprünglichen Thieres zugekehrt war.

Cerianthus membranaceus stellt sich nämlich, wenn die äusseren Umstände es zulassen, so im Raume ein, dass die Längsachse vollkommen oder nahezu vertikal gerichtet ist und dass der orale Pol oben, der aborale unten sich befindet. Schneidet man nun einem Cerianthus den Kopf oder den Fuss ab, oder schneidet man aus dem Cerianthus ein Stück heraus (indem man Kopf und Fuss zugleich abschneidet), so stellt sich das Bruchstück,

falls es nicht zu klein ist, und falls die äusseren Umstände es erlauben, wieder so ein, dass seine Achse vertikal, sein orales Ende nach oben, sein aborales nach unten gerichtet ist. Ich will die Erscheinungen etwas ausführlicher schildern:

1. Wir legen einen Cerianthus auf ein Gefäss mit feinem Sande. Nach wenigen Minuten beginnt der Fuss dicht vor der Spitze desselben sich nach abwärts zu krümmen und in den Sand einzubohren. In einer halben Stunde oder noch weniger (wenn die Temperatur günstig und das Thier sehr reizbar ist) ist das ganze Thier nahezu vertikal bis zum Kopf in den Sand eingedrungen. Es bleibt alsdann in dieser Orientirung dauernd sitzen, wenn nicht andere Umstände es zu einer Lokomotion veranlassen.

2. Ein Drahtnetz dessen Maschen so eng sind, dass es nur mit Anwendung von Gewalt möglich ist, den Körper eines Cerianthus durch die Masche durchzuziehen, wird horizontal auf ein im Aquarium stehendes Glas gelegt. Auf das Drahtnetz wird ein Cerianthus gelegt. Nach wenigen Minuten beginnt der Fuss des Thieres sich nach abwärts zu krümmen und sich durch eine Masche des Drahtnetzes durchzubohren. Der durch das Drahtnetz durchgetretene Theil des Fusses bleibt dauernd völlig oder nahezu vertikal nach abwärts gerichtet. Am oralen Pol tritt dabei keine andere Veränderung ein, ausser, dass die Tentakel sich dicht zusammenlegen, so dass sie aussehen, wie ein Pinsel, dessen Stiel von dem übrigen Körper des Thieres gebildet wird. Eine Erhebung des Kopfes findet bei dem Vorgang zunächst nicht statt. Das Thier drängt seinen Körper immer weiter durch die Masche, bis es endlich in vertikaler Stellung sich halten kann, so wie es in Fig. 7 dargestellt ist.

Diese Orientierung kann ebenfalls im Laufe einer halben Stunde erreicht werden. Allein während die Aktinie, wenn sie sich vertikal in den Sand eingebohrt hat, im Allgemeinen dauernd in demselben bleibt, behält das Thier auf dem Drahtnetz die eben erwähnte Orientirung selten länger als 2 Tage bei; dann zwängt es sich entweder nach unten ganz durch das Drahtnetz oder es zieht den Fuss wieder heraus, um sich an einer

anderen Stelle des Drahtnetzes von Neuem einzubohren oder das Drahtnetz ganz zu verlassen. Kehrt man, sobald das Thier die in Fig. 7 abgebildete Stellung erreicht hat, das Drahtnetz um, sodass der Fuss des Thieres nach oben gerichtet ist, so zieht es sich nicht etwa wieder aus dem Drahtnetz heraus, sondern der Fuss beginnt sich wieder nahe der Spitze vertikal abwärts zu krümmen; die Krümmung schreitet dann von Element zu Element des Körpers, von dem Fuss gegen den Kopf hin fort; sobald die Spitze des Fusses wieder das Drahtnetz berührt, zwängt sie sich wieder durch und zwar soweit, als möglich. Kehrt man dann das Drahtnetz noch einmal um, so wiederholt sich der Vorgang von Neuem. Man kann so, bloss mit Hilfe der Schwerkraft, das Thier zwingen, sich „freiwillig" mehrfach durch die Maschen des Drahtnetzes durchzuwinden.

Fig. 8 zeigt einen Cerianthus, welcher auf diese Weise dreimal durch die Maschen durchgegangen ist. Die Zeichnung ist nach dem Leben angefertigt.

4. Derartige Abwärtskrümmungen, die bei negativ geotropischen Wurzeln genau erforscht sind, sind bisher bei Thieren meines Wissens nie konstatirt worden. Ich will deshalb auch noch einen Versuch anführen, der den Verlauf dieser Abwärtskrümmungen näher charakterisirt. Setzt man einen Cerianthus in ein mit Seewasser gefülltes Reagenzglas und stellt man das Reagenzglas so, dass der Kopf des Thieres unten, der Fuss oben sich befindet, die Längsachse des Thieres aber in die Vertikale fällt, so beginnt nach einigen Minuten die Spitze des Fusses sich vertikal abwärts zu krümmen. In Fig. 3 im Text ist der Verlauf eines solchen Versuches nach dem Leben abgebildet. Einige Minuten vor 12 Uhr war das Thier in der angegebenen Weise in das Reagenzglas gestellt worden. Um 12 Uhr hatte der Fuss seine Abwärtskrümmung begonnen (Fig. 3 a), in den nächsten 13 Minuten war die Krümmung allmählich auf die dem Kopfe näheren Elemente fortgeschritten (Fig. 3 b). 5 Minuten später hatte der Fuss die Basis des Reagenzglases erreicht (Fig. 3 c). Die Krümmung ergriff immer neue dem Kopf näher gelegene Elemente; da ein vertikales Vorschreiten des

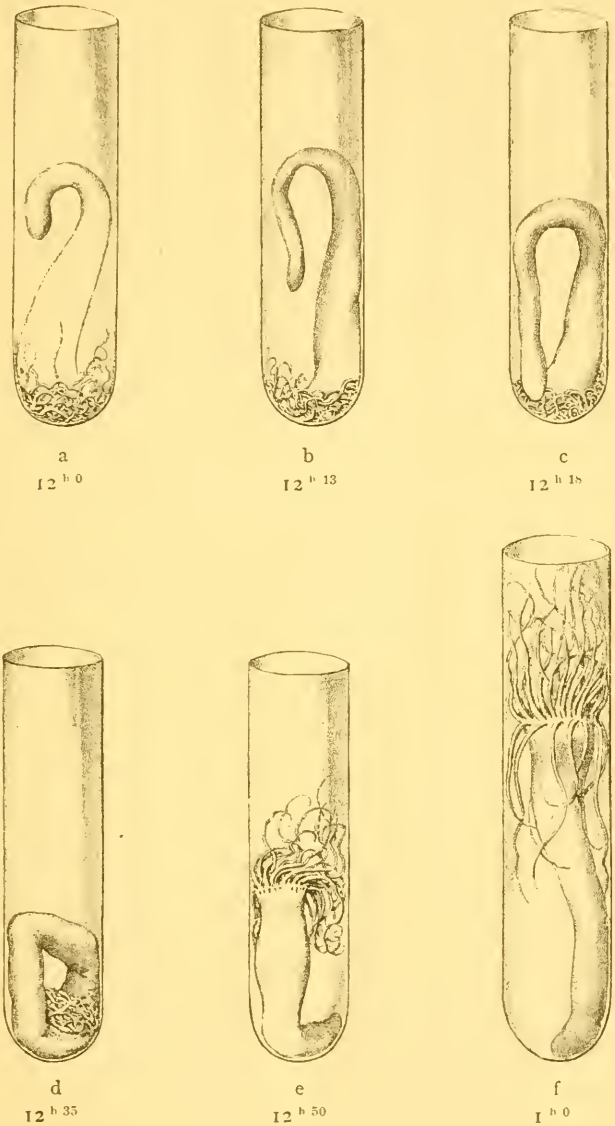

Fig. 3.

Fusses nicht mehr möglich war, so wurde er nunmehr horizontal über die Basis des Reagenzglases hingeschoben und gleichzeitig wurde der Kopf, der bis dahin unbetheiligt geblieben war, etwas gehoben (12^h 35, Fig. 3 d). Dann schritt die Krümmung der aufeinanderfolgenden Elemente des Körpers bis zum Kopfe vor, der auf diese Weise in die Höhe aufgerichtet wurde. Fig. 3 e. Endlich richtete sich das Thier ganz auf und hatte um 1 Uhr die Stellung Fig. 3 f. In einer Stunde also war der Vorgang abgelaufen. Nunmehr blieb das Thier in dieser Stellung 2 Tage hindurch, dann kroch es aus dem Reagenzglas. Ich habe den Versuch häufig wiederholt und stets in der gleichen Form ablaufen sehen.

5. Schneidet man einen Cerianthus in der Mitte quer durch und legt man beide Stücke wieder auf das Drahtgitter, so bohren sich beide Bruchstücke (oft schon unmittelbar nach der Durchschneidung) mit dem aboralen Ende nach unten durch. Schneidet man einem Thier den Kopf und den Fuss ab, so kann das Mittelstück die Reaktion ebenfalls noch zeigen. Wenn sie eintritt, so erfolgt sie stets so, dass das aborale Ende sich abwärts krümmt und durch das Drahtnetz durchbohrt. Nie habe ich das umgekehrte bemerkt, dass ein solches Thier sich mit dem oralen Pol nach unten, mit dem aboralen nach oben eingestellt hatte. Es lag mir daran zu verfolgen, ob das Licht oder die Schwerkraft einen Einfluss auf den Ort der Organbildung bei diesen Thieren hätte und ich steckte Bruchstücke ohne Kopf und Fuss verkehrt, mit dem aboralen Ende nach oben, vertikal in den Sand; in keinem Falle, so oft ich auch die Thiere verkehrt in den Sand steckte, gelang es mir sie länger als 2 Tage in dieser Orientirung zu erhalten; sie machten das orale Ende stets wieder frei. Auch in einem engen mit der Längsachse vertikal stehenden Reagenzglase blieben sie nicht mit dem aboralen Schnittende nach abwärts gerichtet, sondern stellten ihren oralen Pol nach oben.

6. Wir haben gesehen, dass am unversehrten Thier der Fuss es ist, der auf dem Drahtnetz zuerst sich nach abwärts richtet und in die Vertikale stellt; während der Kopf erst zuletzt in

diese Orientirung gelangt. Schneidet man ein Thier quer durch und legt man beide Stücke unmittelbar nach der Durchschneidung neben einander auf das Drahtnetz, so beginnt das aborale Bruchstück, welches den intakten Fuss hat, sich früher vertikal abwärts zu krümmen, als das orale Bruchstück, welches noch einen Kopf besitzt.

Man kann diesen Unterschied in der Reizbarkeit beider Partien des Thieres sehr schön zur Anschauung bringen, wenn man etwa in der Mitte des Thieres einen queren Einschnitt macht, so dass beide Stücke noch zusammen hängen. Legt man ein solches Thier unmittelbar nach der Operation auf das Drahtnetz, so bohrt sich der Fuss bis zur Stelle des Einschnittes durch die Masche und stellt sich in die Vertikale, während das orale Stück von der Einschnittstelle bis zum Kopf gewöhnlich horizontal auf dem Drahtnetz liegen bleibt.

7. Lässt man Köpfe von Cerianthus, die ziemlich dicht unter der Mundscheibe vom Rumpf abgeschnitten sind, und welche auf dem Drahtnetz ihren aboralen Pol nicht mehr durch die Maschen zwängen, eine Zeit lang auf Sand liegen, so findet man sie schliesslich auch mit der Längsachse in vertikaler Stellung. Man glaubt anfangs normale Thiere vor sich zu haben, welche tief im Sande stecken. Die Methode, nach der sie sich aufrecht halten, ist merkwürdig. Gewisse Zellen des Ektoderms scheiden eine schleimige Substanz aus, an welcher Sandkörner haften; aber dieses Sekret findet sich bei den kurz unter der Mundscheibe abgeschnittenen Stücken nur an der Basis. Diese an der Basis haftenden Sandkörner, welche ein specifisch grösseres Gewicht haben als das Thier selbst, halten dasselbe in aufrechter Stellung fest.

8. Die erwähnten Versuche laufen im Dunkeln ebenso ab wie unter dem Einfluss des Lichtes. Der Umstand, dass es in all diesen Versuchen darauf hinausläuft, dass das Thier in eine vertikale Stellung geräth, deutet darauf hin, dass die Schwerkraft die bestimmende Ursache ist. Ich habe nun versucht, ob die Thiere auf der Centrifugalmaschine sich in die Richtung des

Radius stellen und den Fuss zur Peripherie, den Kopf zum Centrum des rotirenden Cylinders stellen. Das Thier aber musste bei diesen Versuchen stets in einem Gefäss mit Wasser gehalten werden, und die durch die Rotation bewirkte Wasserströmung störte die Bewegungen des ausserordentlich weichen Thieres. Auch wenn man das Thier mit einer Nadel an der Gefässwand befestigte, wurden die freien Enden stets durch das Wasser in Bewegung gesetzt. Es blieb nichts anderes übrig, als das Thier in ein langes Reagenzglas zu bringen, welches radiär auf der Drehscheibe befestigt war, und zu beobachten, ob das Thier den Fuss oder den Kopf gegen das dem Centrum der Drehscheibe zugekehrte Ende drehte. Die Versuche ergaben bis jetzt kein eindeutiges Resultat.

9. Bei vertikaler Einstellung behält das Thier nur dann dauernd seine Orientirung bei, wenn gleichzeitig Kontaktreize dauernd auf seine ganze Oberfläche wirken. Im Sande blieb es dauernd in vertikaler Stellung, auf dem Drahtnetz dagegen höchstens nur einige Tage. Es war mir auch möglich, die Thiere in einem eng anschliessenden Reagenzglase dauernd horizontal zu halten. Der Kopf, der vorn frei aus dem Glase hervorragte, wurde mit seiner Achse vertikal nach oben gerichtet.

Wie stark bei diesen Thieren der Zwang ist, den Körper mit anderen festen Körpern allseitig in Kontakt zu bringen, geht daraus hervor, dass sie denselben unter Anwendung von Gewalt unter Bleiklötze und Bleiplatten einzwängten, die ich auf den Boden des Aquariums gelegt hatte. Es ist dieselbe Form von Kontaktreizbarkeit, welche bei Torficula, Muscidenlarven, geflügelten Ameisen etc. sich findet und welche ich in früheren Arbeiten eingehender geschildert habe [1]).

10. Der Polarität, die wir in Bezug auf den Ort der Organbildung im vorigen Kapitel kennen gelernt haben, entspricht

1) Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890; und ferner

Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere etc. Pflügers Archiv. Bd. 47. 1890.

also eine Polarität in Bezug auf die Art und Weise, in welcher Cerianthus gegen die Richtung der Schwerkraft sich orientirt. Da wir aber die Strukturverhältnisse, welche die Orientirung von Cerianthus bestimmen, ebenso wenig kennen, wie die Strukturverhältnisse, welche bestimmen, dass die Tentakel sich immer nur am oralen Ende eines Bruchstückes bilden, so ist einstweilen die Frage, ob beiden Erscheinungen dieselben Umstände zu Grunde liegen, noch nicht zu diskutiren.

XII.

Weitere Bemerkungen über die Form und die Lebenserscheinungen der neugebildeten Köpfe von Cerianthus.

1. Wir haben bisher nur die auf den Ort der Tentakel-Bildung bezüglichen Formverhältnisse, so wie diejenigen Reaktionen gegen äussere Reize ins Auge gefasst, welche jenen Verhältnissen entsprechen. Es sind noch einige Beobachtungen nachzutragen.

Macht man den queren Einschnitt (von dem in Abschnitt X die Rede war) ziemlich dicht unter dem Kopf, so unterbleibt meist auch ohne äusseres Zuthun die Zusammenziehung der Schnittränder. In diesem Falle bilden sich am oralen Schnittende neue Tentakel, eine neue Mundscheibe und eine neue Mundöffnung. Das über dem Einschnitt befindliche Stück kann Monate lang bestehen bleiben, aber schliesslich fällt es ab wie ein welkes Blatt.

Ist dagegen der Einschnitt in der Mitte des Thieres erfolgt, so ist die Tendenz zum Zusammenheilen der Schnittränder sehr gross. Es bilden sich neue Tentakel (äussere und innere), eine neue Mundscheibe, aber die Bildung einer Mundöffnung unterblieb bisher in allen von mir beobachteten Fällen. Der neugebildete Kopf war also für das Thier ganz werthlos. Dieser neugebildete Kopf, b, Fig. 2, scheint ganz auf dem

Ektoderm zu sitzen. Lässt man den Blick in der Richtung vom Kopf des Thieres gegen den Fuss wandern, so geht bei b das Ektoderm in ein Stück Mundscheibe über, welche mit zwei Reihen Tentakeln versehen ist. Eine Lücke im Ektoderm besteht nicht mehr.

Wir sahen ferner, dass viereckige Stücke, welche aus der Wand von Cerianthus herausgeschnitten waren, an einer Seite Tentakel bildeten. Durch einen zweiten Umstand, weil nämlich die innere Schicht der Wand stärker gespannt ist als die äussere, rollen sich die drei übrigen Schnittränder, an welchen sich keine Tentakel bilden, nach innen ein, so dass auf der Aussenseite nur (Fig. 5) Ektoderm sichtbar ist. In Folge dieser mechanischen Verhältnisse bekommt das Stück nach einiger Zeit, namentlich wenn schon die neuen Tentakel wieder sprossen, ein Aussehen, welches einigermassen wieder an einen Cerianthus erinnert. Freilich entstehen hierbei auch viele Missbildungen, auf die ich nicht näher eingehen will. Aber auch bei diesen Stücken hat sich in meinen bisherigen Versuchen nie eine Mundöffnung gebildet. Es ist wunderbar und es weist wohl auf eine andere Quelle der Ernährung hin, wenn auch diese Thiere völlig lebenskräftig blieben und im Laufe von Monaten nicht einmal merklich an Volumen abnahmen.

2. Diese mundlosen Köpfe reagirten auf Berührung durch Nahrungsmittel genau wie normale Köpfe.

Der Leser kennt wohl aus eigener Anschauung das Verhalten der Aktinie, wenn man ihr ein Stück Fleisch auf die Spitze eines Tentakels legt: Der Tentakel wird gegen das Fleischstück konkav, windet sich gelegentlich auch um das Fleischstück — wie eine Ranke sich um eine Stütze windet — und krümmt sich endlich so, dass das Fleischstück auf die Mitte der Mundscheibe gelangt, wo beim normalen Kopfe die Mundöffnung sich befindet. Alsdann schlagen sich bei Cerianthus die inneren Tentakel über dem Fleischstück zusammen, einzelne oder alle äusseren Tentakel thun gelegentlich das gleiche und nun gewinnt es den Anschein, als pressten die Tentakel das

Fleischstück in die Mundöffnung. Das Fleischstück gelangt in die Leibeshöhle und dann entfalten sich die Tentakel von neuem.

Aber diese Reaktion tritt nur dann mit Sicherheit ein, wenn der aufgelegte Körper eine bestimmte chemische und mechanische Beschaffenheit hat. Legt man statt des Fleischstückes ein Sandkörnchen auf, so unterbleiben die vorhin erwähnten Krümmungen.

Legt man nun vorsichtig ein Stück Fleisch auf die Spitze der äusseren Tentakel eines neugebildeten Kopfes, der keine Mundöffnung besitzt, so ergreifen dieselben gleichwohl das Fleischstück in der vorhin geschilderten Weise; sie bringen es in die Mitte der neugebildeten Mundscheibe, die inneren Tentakel umfassen das Fleischstück und pressen es gegen die Mundscheibe; die Randtentakel legen sich alsdann auch noch über das Fleischstück und nun quält sich das Thier einige Minuten vergeblich damit ab, das Fleischstück in den Mund hineinzudrücken, der nicht existirt. Dann werden zuerst die äusseren Tentakel von der Mitte der Mundscheibe zurückgezogen, sie werden wieder ausgestreckt und das gleiche geschieht gleich darauf mit den inneren Tentakeln. Das Fleischstück aber gelangt nach einiger Zeit (wohl durch Flimmerbewegung) wieder an den Aussenrand der Tentakel und fällt hier ab.

Man kann den Versuch mit dem gleichen Erfolg bei den neugebildeten Köpfen ohne Mundöffnung beliebig oft hintereinander wiederholen; sie reagiren immer wieder auf das Auflegen eines Fleischstückes. Keine Spur von Gedächtniss ist vorhanden.

Soll der neue Kopf mit Sicherheit reagiren, so ist es nöthig, dass der aufgelegte Körper die gleiche Beschaffenheit habe, die auch für die Auslösung der Reizwirkung bei dem alten Kopf nöthig ist. Fleischstücke werden von den Tentakeln des neuen Kopfes auf die Mundscheibe gebracht, Sandkörner dagegen nicht. Schneidet man einem Cerianthus den Kopf ganz ab, so beginnt er erst wieder Nahrung aufzunehmen, wenn der neue Mund sich gebildet und die Tentakel schon eine gewisse Grösse erreicht haben. Wir werden sehen, dass andere Aktinien sich darin abweichend verhalten.

3. Die stets vergeblichen Reaktionen der mundlosen Köpfe, Nahrung aufzunehmen, haben der optimistischen Teleologie gegenüber etwas Komisches. Der Physiologe geht davon aus, dass die Tentakel der mundlosen Köpfe in gleicher Weise auf chemische und mechanische Reize reagiren müssen, wie die Tentakel der mit einem Mund versehenen Köpfe, nämlich durch bestimmte Krümmungen, und zwar aus dem Grunde, weil sie gleiche äussere Form und wohl auch gleiche Struktur haben; dass hinterher durch diese Krümmungen das Fleischstück an den Mund gelangt, dass, wenn es in den Mund gelangt ist, diese Krümmungen wieder rückgängig gemacht werden, hat selbstverständlich auf den unmittelbaren Effekt der Berührung der Tentakel durch ein Fleischstück keinen Einfluss; wie ja auch eine Motte gegen eine Flamme durch heliotropische Progressiv-Bewegungen reagiren muss, auch wenn sie hinterher nicht nur keinen Nutzen, sondern positiven Schaden durch diese Art der Reaktion erleidet.

4. Die Cerianthen bleiben, wenn sie ihren Körper im Kontakt mit festen Körpern haben, dauernd an derselben Stelle sitzen; vorausgesetzt, dass man sie regelmässig füttert. Unterbricht man die Fütterung, so verlassen sie mitunter ihre in den Sand gebaute Röhre, um sich nach einiger Zeit an einer anderen Stelle von Neuem in den Sand einzubohren. Schneidet man aber einem Cerianthus den Kopf ab, so wird dieses sonst so sesshafte Thier zu einem völligen Nomaden. Es gräbt sich in Sand ein, bleibt einige Stunden in der Röhre, kriecht dann wieder heraus, bohrt sich nach einiger Zeit an einer anderen Stelle wieder in Sand ein, um dann den neuen Wohnort nach ganz kurzer Zeit wieder aufzugeben u. s. f. Sind die Tentakel wieder gewachsen, so bindet sich das Thier wieder mehr an die Scholle.

XIII.

Ueber die Bedeutung des Turgors für das Wachsthum der Tentakel von Cerianthus.

Während die Analyse der mechanischen Umstände, welche das Wachsthum der Pflanzen bedingen, weit fortgeschritten ist, existirt eine Physiologie des thierischen Wachsthums in den modernen Lehrbüchern der Thierphysiologie auch nicht einmal dem Namen nach. Es mag deshalb erlaubt sein, hier einen ganz einfachen Versuch mitzutheilen, der zeigt, dass eine der Grundbedingungen für das Wachsthum pflanzlicher Gewebe, — der Turgor — auch bei Thieren erfüllt sein muss, wenn Wachsthum stattfinden soll.

Es ist dem Leser aus der Pflanzenphysiologie her bekannt, dass das Wachsthum der Pflanzen im welken Zustand vermindert ist oder gänzlich aufhört, dass es aber durch reichliche Wasserzufuhr gesteigert wird. Man stellt sich vor, dass der Inhalt der Zellen eines wachsenden Pflanzentheiles (vermöge der in ihnen enthaltenen pflanzensauren Salze) energisch Wasser aus der Umgebung aufnimmt. In Folge dieser Wasseraufnahme werden die Zellhäute stärker gedehnt. Diese Dehnung der Zellmembran ist dann weitere Bedingung für die Einlagerung neuer Substanz in dieselbe — das Wachsthum. Erreicht der hydrostatische Druck in den Zellen eines Organs eine solche Höhe, dass die Zellmembranen straff gespannt sind, so wird das Organ als turgeszent bezeichnet.

Ich habe nun bei den in den vorigen Kapiteln erwähnten Versuchen zufällig ein Mittel gefunden, durch welches man den Turgor bei einem beliebigen Theil der Tentakel eines Cerianthus herabsetzen kann, während er in den übrigen Tentakeln unverändert bleibt. Ich benutze diesen Umstand dazu, mich davon zu überzeugen, ob auch bei thierischen Geweben die Herabsetzung des Turgors eine Verminderung resp. Aufhebung des Wachsthums der welkenden Theile zur Folge hat. Macht man in den Körper eines Cerianthus einen queren Einschnitt wie er nöthig ist, um einen zweiten Kopf wachsen zu lassen, so hat dieser Einschnitt einen merkwürdigen Einfluss auf das Verhalten der Tentakel. Beobachtet man das Thier, wenn es seine Tentakel, zur Nahrungsaufnahme bereit, ausgestreckt hält, so sieht man, dass diejenigen Tentakel, welche über der Stelle des Einschnitts stehen, erheblich, oft um die Hälfte, dünner und kürzer sind, als die übrigen Tentakel. In Figur 9, welche dasselbe Thier wie Figur 10, nur von einer anderen Seite zeigt, tritt dieser Unterschied scharf hervor. Diese Differenz im Turgor der Tentakel ist dauernd, wenn der Einschnitt nahe der Mundscheibe stattfindet und wenn die Zusammenheilung der Schnittränder unterbleibt. Sobald die Zusammenheilung der Schnittränder wieder erfolgt, beginnt sich auch der Turgor wieder herzustellen. Vergleicht man die Reizbarkeit solcher welkender Tentakel mit der Reizbarkeit der turgeszenten Tentakel desselben Thieres, so findet man, dass dieselbe in den ersten Tagen nach dem Einschnitt in den Rumpf des Thieres nicht wesentlich verändert ist. Legt man vorsichtig auf die Spitze eines solchen welken Tentakels ein Stück Fleisch, so führt er es genau wie ein erigirter Tentakel zum Munde. Nur wollte es mir scheinen, als ob die Bewegung mit den welken Tentakeln langsamer und steifer ausgeführt werde als mit den stark turgeszenten Tentakeln.

Man begegnet zuweilen der Anschauung, dass allgemein die Streckung der Tentakel bei Aktinien dadurch bedingt sei, dass in Folge einer Kontraktion der Muskeln der Körperwand Wasser aus der Leibeshöhle in die Hohlräume der Tentakel

gepresst werde. Hierauf kann der Turgor der Tentakel bei Cerianthus schwerlich beruhen; denn sonst müsste ja, wenn man die Leibeshöhle durch einen queren Einschnitt öffnet, der Turgor aller Tentakel aufhören; es hört aber nur der Turgor der über der Stelle des Einschnittes befindlichen Tentakel auf, während er bei den anderen erhalten bleibt.

2. Ich schnitt einer grösseren Zahl von Cerianthen den Kopf ab. Nach einiger Zeit, — die um so kürzer war, je wärmer innerhalb gewisser Grenzen das Seewasser war — bildeten sich an dem Schnittrande neue Tentakel. Ich wartete ab bis die neu sprossenden Tentakel im ausgestreckten Zustande die Länge von ca. 5—10 mm hatten. Dann machte ich unterhalb der Tentakelkrone einen partiellen queren Einschnitt in den Rumpf und hinderte die Zusammenheilung der Schnittränder. Die über dem Einschnitt befindlichen Tentakel büssten einen Theil ihres Turgors ein und hörten seitdem auf zu wachsen. Die anderen Tentakel dagegen wuchsen in den Tagen nach dem Einschnitt sehr kräftig weiter und erreichten nach einigen Wochen (im ausgestreckten Zustand) eine Länge von 30 mm und darüber.

Da ich meine Versuche aus äusseren Gründen unterbrechen musste, so konnte ich leider nicht mehr feststellen, ob die welken im Wachsthum zurückgebliebenen Tentakel später wieder zu neuem Wachsthum gebracht werden können, falls man den Turgor in ihnen erhöht. Ich hoffe diesen und weitere auf das Wachsthum bezügliche Versuche später ausführen zu können.

Wie viele andere elementare Lebenserscheinungen, so finden wir also auch diese Grundbedingung des Wachsthums der Pflanzen im Thierreich wieder.

XIV.

Anhang:

Ueber die äusseren Umstände, welche den Röhrenbau bei Cerianthus membranaceus bestimmen.

Wenn man einen Cerianthus auf Sand legt und ihm Zeit lässt, sich in denselben einzugraben, so bemerkt man nach einigen Tagen, dass die Höhle, in der er steckt, innen glatt austapezirt ist. Zieht man den Cerianthus jetzt aus dem Sande heraus, so findet man, dass er in einer weichen, innen völlig glatten Röhre steckt, an deren Aussenseite feine Sandkörner adhäriren und aus der man das Thier herausziehen kann, ohne es zu verletzen. Es erscheint sehr menschlich, dass das Thier sich im Sande behaglich einrichtet und sich durch den Bau einer Röhre vor unliebsamen Gästen schützt. Für die althergebrachten Phrasen von „Instinkt" und „Kunsttrieb" der Thiere scheint der Röhrenbau von Cerianthus ein beachtenswerthes Objekt. Es mag vielleicht dem einen oder anderen Leser willkommen sein, folgende einfachen Versuche kennen zu lernen, welche zeigen, was der anthropomorphen Betrachtung thierischer Lebenserscheinungen gelegentlich zu Grunde liegt.

1. Zieht man einen Cerianthus vorsichtig aus seinem Futteral heraus und legt man ihn auf eine ganz dünne Schicht Sand, in welche er sich nicht eingraben kann, so sondert sich an

der Oberfläche derjenigen Theile des Körpers, die am Sande eine Reibung erfahren, alsbald ein schleimiges Sekret ab. An diesem Sekret bleiben die umgebenden Sandpartikel kleben. Bei fortgesetzter Bewegung des Thieres und durch Fortpflanzung der Reizwirkung von den direkt geriebenen auf die benachbarten Theile der Körperoberfläche wird das Sekret allmählich an der ganzen Oberfläche des Thieres ausgeschieden. Die Röhre ist damit fertig. Sie ist anfangs sehr dünn und wird im Laufe der nächsten Zeit verdickt und zwar dadurch, dass die immer wiederholte Reibung auch eine immer wiederholte Sekretion bedingt.

Der ganze „Röhrenbau" ist also nach dieser Beobachtung nichts anderes als ein Sekretionsvorgang, dessen Reizursache die Reibung der Körperoberfläche an festen Körpern ist. Das wird durch folgende Beobachtungen bestätigt:

2. Die Dicke der gebildeten Röhre hängt ab von der Grösse der Reibung. Legt man einen Cerianthus auf Sand, während man einen zweiten in ein sorgfältig gereinigtes Reagenzglas bringt, so bildet der erstere im Lauf von wenigen Stunden eine derbe feste Schleimröhre, während der zweite, in dem Reagenzglase befindliche Cerianthus, dessen Haut an der glatten Glaswand nur eine schwache Reibung erfährt, im Laufe von 24 Stunden einen kaum sichtbaren Schleier gebildet hat. Die stärkere Reibung bedingt eine stärkere Sekretion und einen stärkeren Röhrenbau.

3. Ich befestigte wiederholt einen Cerianthus an der Unterseite eines auf der Oberfläche des Aquariums schwimmenden Korkstücks. Die Befestigung erfolgte mittelst einer durch den Cerianthus durchgesteckten Nadel. Zu beiden Seiten der Stecknadel hing Kopf und Fuss des Thieres schlaff herab. An den herabhängenden Theilen, die mit keinem festen Körper in Kontakt kamen, bildete sich im Laufe von 4 Wochen — so lange wartete ich — keine Membran. Dagegen fand an den Stellen, wo der Cerianthus an dem Kork und mit dem Stecknadelkopf sich rieb, eine normale Sekretion statt. Der an diesen

beiden Stellen abgeschiedene Schleimklumpen erreichte nach 4 Wochen die Dicke eines Fingers.

Die Verwundung des Thieres durch die Stecknadel war nicht die Ursache dieser Sekretion, sondern nur die Reibung, denn ich beobachtete an unverschrten Cerianthen, die in der Masche des Drahtnetzes längere Zeit in derselben Stellung blieben, genau das Gleiche. Nur dass es sehr schwierig ist, einen normalen Cerianthus lange in dieser Stellung, und ohne dass er sich bewegt, zu erhalten.

Der Röhrenbau von Cerianthus ist also dieselbe Aeusserung von „Kunsttrieb", wie etwa die Sekretion von Speichel beim Kauen.

XV.

Versuche über Organbildung und Reizbarkeit bei einigen anderen Aktinien.

1. Ich habe die gleichen Versuche über den Ort der Kopfbildung, welche ich bei Cerianthus geschildert habe, noch bei einer Reihe anderer Aktinien angestellt: Actinia equina des Golfes von Neapel und der Ostsee, Actinia cari, Adamsia Rondeletti, Anemonia sulcata, Cereactis aurantiaca u. a.

Stets fand ich, dass bei einem quer aus dem Thier herausgeschnittenen Bruchstück neue Tentakel nur an der oralen Schnittfläche, ein neuer Fuss nur an dem aboralen Ende entstehen. Obwohl es mir aber bis jetzt nicht möglich war, bei Aktinien auch am aboralen Ende einen Kopf wachsen zu lassen wie bei Tubularia, so halte ich es doch für wahrscheinlich, dass auch das gelingen wird; und zwar auf Grund einer Notiz, welche ich im Trattato delle Attinie von Contarini[1]) gefunden habe, wonach Diquemare[2]), der sich mit der Regeneration bei Aktinien beschäftigt hat, in einem Falle eine derartige Heteromorphose beobachtet hat. Ein Stück einer querdurchschnittenen Aktinie „riprodurre in vece chi un piede degli altri tentacoli e un altra bocca, cosi mangiara da due parti nello stesso tempo."

1) N. Contarini, Trattato delle Attinie. Venezia 1844.

2) Das Werk von Diquemare habe ich mir nicht verschaffen können.

2. Bei diesen Versuchen verhielt sich die Actinia equina der Ostsee[1]) in mancher Hinsicht anders als die Cerianthen. Wenn ich Stücke quer aus einer A. equina herausschnitt, so bildeten dieselben nur Tentakel und zwar ausschliesslich am oralen Pol; dagegen fand niemals die Bildung eines neuen Fusses an einem Querschnitt dieses Thieres statt. Am aboralen Pol kam es nur zu einer Verheilung der Wunde — jede sonstige Neubildung unterblieb, und die Leibeshöhle eines solchen Torso kommunizirte an beiden Polen mit der Aussenwelt. Das Merkwürdigste aber war, dass beide Pole Nahrung aufnahmen, der aborale Mund war gefrässiger als der natürliche, orale Mund. Von ersterem wurden auch Dinge aufgenommen, welche der orale Mund meist nicht aufnimmt. Wenn man auf den normalen Mund einer Actinia equina der Ostsee ein Papierkügelchen legt, das lange in Seewasser aufgeweicht wurde, so nimmt der normale Mund dieses Stück nicht an; während er ein Stück Krebsfleisch, das für unseren Geschmack bei blosser Berührung der Zunge sich von dem Papierkügelchen nicht unterscheidet, meist sofort nimmt. Ich band nun an das eine Ende eines ganz kurzen Fadens ein Papierkügelchen, an das andere Ende ein Stück Fleisch und warf das ganze auf die ausgestreckten Tentakel eines hungrigen Thieres. Die Tentakel die vom Fleischstück berührt wurden, reagirten sofort durch die Krümmungen, welche das Fleischstück an den Mund brachten; die von Papier berührten Tentakel reagirten nicht. Ich zog den Faden wieder weg und legte ihn jetzt im umgekehrten Sinne auf die Mundscheibe, so dass die vorhin vom Papier berührten Tentakel jetzt vom Fleisch berührt wurden. Die vom Fleisch berührten Tentakel führten das Fleischstück zum Munde, während die von Papier berührten Tentakel dasselbe herunterfallen liessen. Das Fleischstück wurde dann in den Mund gewürgt, der Faden wurde mit hineingezogen, aber das Papierstück und ein Stück Faden blieb vor der Mundöffnung liegen. In den nächsten 24

1) Die A. equina der Ostsee ist ihrem physiologischen Verhalten nach mit der A. equina des Golfes von Neapel nicht identisch.

Stunden änderte sich hieran nichts; dann aber wurde der Faden ausgespieen, aber ohne das Fleisch. Dasselbe war wahrscheinlich verdaut. Ich habe den Versuch oft mit dem gleichen Erfolg wiederholt; nur wurde gelegentlich der Faden früher wieder erbrochen und dann hing das Fleischstück theilweise oder ganz unverdaut am Faden.

Ich theilte nun durch einen Querschnitt eine A. equina in 2 Stücke. Das orale Stück —, welches ich das Kopfstück nennen will — hatte an seinem oralen Ende den alten normalen Mund, an seinem anderen aboralen Ende war die Leibeshöhle ebenfalls offen und von hier aus wurde ebenfalls Nahrung aufgenommen; aber Tentakel waren hier nicht vorhanden. Der alte orale Mund eines Kopfstückes war nach der Durchschneidung ebenso wählerisch wie früher. Der aborale Mund des Kopfstückes nahm dagegen gelegentlich Papierstückchen und verschlang sie. Ich sah jedoch auch, dass er Papierstückchen verschmähte, während er zur selben Zeit Krebsfleisch gierig nahm.

Während der alte Mund eines solchen Stückes oft auch die Annahme eines Fleischstückes verschmähte, war der aborale Mund fast stets zur Nahrungsaufnahme bereit.

3. Ein Mittel führte aber sicher dazu die Reizbarkeit des Mundes gegen chemische und mechanische Reize abzuschwächen.

Wenn ich das Kopfstück nur eine Stunde lang auf den oralen Mund stellte, so dass dieser dem Boden des Gefässes auflag, so nahm er hinterher, wenn ich dann das Thier wieder umdrehte, lange Zeit (oft 24 Stunden) keine Nahrung an. Bei der neuen aboralen Mundöffnung der entgegengesetzten Seite konnte ich durch das gleiche Mittel ebenfalls den gleichen Effekt erreichen. Aber es war dazu nöthig, dass ich das Thier viel längere Zeit, einen halben Tag vielleicht, auf diesen Mund stellte und selbst dann hielt die Wirkung nur etwa eine Stunde an. Bei diesem Versuch kann es sich nicht darum handeln, dass schlechthin jeder abnorme Reiz die specifische Reizbarkeit des Mundes hemmt. Denn eine Reihe der durch Querschnitt hergestellten künstlichen Mäuler haben unmittelbar nach der Durchschneidung trotz der Wunde

Fleischstücke gefressen. Der (vorübergehende) Verlust der specifischen Reizbarkeit des Mundes dürfte wohl Folge der Kontaktreize sein, die auf den Mund wirkten.

4. Ich legte ein solches Bruchstück, welches an beiden Enden Nahrung aufnahm, auf die Seite und versuchte, ob beide Mäuler gleichzeitig Nahrung aufnehmen würden. Ich hielt zuerst an den aboralen Mund, der wie gewöhnlich in Folge der Kontraktion der Ringmuskulatur fest geschlossen war, ein grosses Fleischstück. Der Mund öffnete sich und das Fleischstück wurde gefasst und langsam in die Leibeshöhle hineingewürgt. Nunmehr, bevor das Fleischstück ganz hineingewürgt war, bot ich auch dem oralen Mund ein Fleischstück an, das von diesem ebenfalls genommen wurde. In demselben Augenblicke wurde der Schluckakt am anderen Munde dadurch sofort unterbrochen, dass die Ringmuskulatur sich fest kontrahirte. Nach einigen Augenblicken aber, als das Fleischstück am oralen Mund hineingewürgt war, erschlaffte die Muskulatur am aboralen Ende und das Fleischstück fiel wieder zum Munde heraus. Fütterte ich beide Mäuler nacheinander, so gab der Mund, der vorher gefressen hatte, seine Nahrung wieder von sich, wenn der andere seine Nahrung aufzunehmen begann. Es scheinen aber bei diesen Thieren, deren Leibeshöhle an beiden Enden offen war, sehr häufig peristaltische Wellenbewegungen nach beiden Richtungen hin zu entstehen; ohne äussere Veranlassung wurde auch das genossene Fleisch unverdaut wieder erbrochen. Zu einer richtigen Ernährung kam es natürlich in diesen Fällen nicht.

5. Wir haben bisher nur das Kopfstück einer der Quere nach getheilten Aktinie berücksichtigt. Dem Fussstück, welches an seinem aboralen Ende einen unversehrten Fuss, am oralen Ende dagegen eine Schnittfläche besitzt, wachsen an diesem Ende alsbald Tentakel; derselbe nimmt die Form eines Mundes an. Die Funktion eines Mundes hat die Schnittfläche schon bald nach der Durchschneidung, lange bevor eine Spur einer Tentakelbildung vorhanden ist. Fleischstücke werden aufgenommen und verschluckt. Es machte mir den Eindruck, als ob dieser neue Mund schon vor der Bildung der Mundstücke

und der Tentakel mehr dem alten normalen Mund gleiche wenigstens hat er in meinen Versuchen niemals Papierkügelchen oder Sandkörner angenommen; während er Fleisch mit grosser Gewandtheit frass. Ich legte einmal einem solchen Munde, der noch keine Tentakel hatte, einen langen schmalen Streifen Fleisch so auf den oralen Pol, dass die Mitte des Streifens mit dem Maul in Berührung war. Das Maul machte keine Anstalten das Fleischstück hereinzuwürgen, sondern schob dasselbe (durch Flimmerbewegung?) in der Richtung der Längsachse desselben so weit zur Seite, bis das eine Ende des Fleischstücks auf der Mundöffnung lag. Dann öffnete sich der Mund und das Fleischstück wanderte hinein.

6. Während bei Cerianthus membranaceus der ganze Rumpf mit Ausnahme der Mundscheibe mit einer besonderen Kontaktreizbarkeit ausgestattet ist, ist diese Kontaktreizbarkeit bei Actinia equina nur auf die basale Fläche des Körpers beschränkt. Mit dieser Fläche heftet sich das Thier an die Oberfläche fester Körper an. Die Fussfläche leistet hier dasselbe, was die Wurzeln von Tubularia leisten. Nur mit dem Unterschied, dass bei den Aktinien durch innere Veränderungen („spontan") die Oberfläche des Substrates wieder verlassen werden kann, während das bei Tubularia nicht möglich ist. Interessant bei dieser Kontaktreizbarkeit ist der Umstand, dass die Oberflächenbeschaffenheit des festen Körpers für die Auslösung der Fixirungsvorgänge nicht gleichgiltig ist. Das Thier heftete sich, wenn es keinen anderen Körper fand, an die Glaswand des Aquariums fest und glitt auf derselben umher; brachte ich aber die Schale einer Miesmuschel ins Aquarium und kam das Thier bei seinen Bewegungen an die Miesmuschel, so heftete es sich sofort an diese fest und blieb nun an derselben sitzen, gleichviel ob die Miesmuschel leer oder bewohnt war.

Ebenso wirkte die Oberfläche eines Blattes von Ulven, die ich im Aquarium hielt. Während jederzeit, wenn das Thier an der Glassplatte sass, der Kontakt mit einem Ulvenblatt zur Folge hatte, dass das Thier sich an die Ulva festheftete

und die Glasplatte verliess, trat das Umgekehrte, dass das Thier die Ulva oder die Miesmuschel verliess, um sich an die Glasplatte festzuheften, nicht leicht ein. Diese Kontaktreizbarkeit des Fusses ändert sich nicht, wenn man dem Thier den Kopf oder die grössere orale Partie abschneidet. Ich hatte mir Mühe gegeben, ein solches Bruchstück mit dem oralen Ende in Kontakt mit dem Boden des Aquariums zu halten, während der Fuss frei emporragte. Derselbe berührte einen Objektträger und hätte sich an demselben leicht festheften können; das that er nicht. Sobald aber ein im Aquarium schwimmendes Ulvablatt seinen Fuss streifte, heftete derselbe sich sofort an dem Blatte fest.

7. Die aboralen Bruchstücke einer der Quere nach durchschnittenen Aktinie, welche noch im Besitz eines Fusses waren, blieben länger am Leben, als die oralen Bruchstücke. Letztere fielen nach einigen Wochen meist einer Pilzkrankheit zum Opfer. Die Erkrankung fing meist an den Tentakeln an, welche nach der Durchschneidung ihren Turgor einbüssten. Contarini scheint ähnliche Beobachtungen bei der Durchschneidung von Actinia (Aiptasia) diaphena gemacht zu haben.

XVI.

Zusammenstellung der Ergebnisse.

Ich will zum Schlusse die wesentlichen Ergebnisse der Untersuchung kurz zusammenstellen.

I. Wir sahen, dass es erstens Thiere giebt, bei welchen es gelingt, durch äussere Umstände den Ort der Organbildung zu beherrschen und zwar in der Weise, dass wir an der Stelle eines weggeschnittenen Organs ein der Form und den Lebenserscheinungen nach von dem abgeschnittenen verschiedenes Organ wachsen lassen können (Heteromorphose). Auf diese Weise ist es möglich, mit Sicherheit lebensfähige Formen entstehen zu lassen, welche von der in der Natur vorkommenden erblichen Form der betreffenden Thiere in bestimmtem, vorherzusagendem Sinne abweichen. Im einzelnen sind die bis jetzt erzielten Heteromorphosen folgende:

1. Bei Tubularia mesembryanthemum.

a) Schneidet man ein nicht zu kleines Stück aus dem Stamm von Tubularia mesembryanthemum heraus, und lässt man beide Enden allseitig von Wasser umspülen, so bildet sich an jedem der beiden Enden des herausgeschnittenen Stückes ein Kopf (Fig. 1). Am oralen Schnittende bildet sich der Kopf meist etwas schneller als am aboralen Schnittende. Man kann auf diese Weise beliebig viele biorale Thiere herstellen, ohne dass die Lebensfähigkeit der Thiere darunter leidet.

b) Löst man ein Stück der Wurzel vom Substrat, an dem sie haftete, vorsichtig ab, und lässt man sie von Wasser allseitig umspülen, so bildet sich am aboralen Ende

derselben ein Kopf, während die Wurzel, wenn man ihr die Möglichkeit giebt, sich von neuem anzuheften, als Wurzel, ohne Polypenbildung, weiter wächst.

2. Schneidet man aus dem Stamm von Aglaophenia ein nicht zu kleines Stück heraus und hängt man dasselbe vertikal im Aquarium auf, so bildet sich am unteren Ende nach meinen bisherigen Erfahrungen stets eine Wurzel, gleichviel ob das apikale oder das basale Ende nach unten gerichtet ist. An dem nach oben (zenithwärts) gerichteten Ende bildet sich entweder eine Spitze oder eine Wurzel, und zwar bildet sich hier leichter eine Spitze, wenn das apikale als wenn das basale Schnittende des Bruchstückes nach oben gerichtet ist.

Bei Aglaophenia gelingt es also, sowohl biapikale (Fig. 11 und 12) als bibasale Formen herzustellen; doch ist die Sicherheit mit der sich bibasale Thiere herstellen lassen grösser als die Sicherheit, mit der sich biapikale Thiere herstellen lassen.

3. Schneidet man Stämme von Plumularia pinnata nahe der Wurzel ab und fixirt man sie in vertikaler Stellung, aber mit der Spitze nach unten, so kann an dem nach oben gerichteten basalen Ende statt einer neuen Basis eine Spitze entstehen, welche zenithwärts weiter wächst. Häufiger entsteht hier zunächst eine Wurzel, an der alsbald ein zenithwärts wachsender Spross entsteht (Fig. 14a und b).

4 a) Schneidet man ein Stück aus dem Stamme von Eudendrium und lässt man beide Enden von Wasser allseitig umspülen, so bilden sich an beiden Enden neue Spitzen (Fig. 15 a und 15 b). Doch tritt hier gelegentlich eine Besonderheit auf, welche ich bei den vorhergenannten Thieren nicht beobachtet habe, nämlich aus dem Schnittende wächst ausser der neuen Spitze auch eine Wurzel hervor.

b) Es war möglich mitten am Stamme Wurzeln dadurch wachsen zu lassen, dass man die betreffende Stelle des Stammes in Kontakt mit festen Körpern brachte.

5 a) Bei Sertularia polyzonias war es möglich an dem basalen Schnittende eines aus dem Stamme herausgeschnittenen Stückes Spitzen wachsen zu lassen, dadurch, dass die Stämme mit dem basalen Ende nach oben (der Lichtquelle zugekehrt) im Aquarium fixirt wurden. Doch entstanden meist ausser den neuen Spitzen auch Wurzeln an dieser Schnittstelle (Fig. 16 a und 16 b).

b) In meinen bisherigen Versuchen bildeten sich neue Sprosse nur an der dem Licht zugekehrten Seite der alten Sprosse oder der Wurzeln.

6. Bei Gonothyraea Lovenii gelang die Herstellung biapikaler Thiere (Fig. 17).

II. Bei einer grossen Reihe von Thieren, insbesondere bei Aktinien ist es mir bisher nicht gelungen, irgend eine Heteromorphose zu erzielen. Für diese Thiere ist der Ort der Neubildung (einstweilen) lediglich bestimmt durch die Orientirung, welche das Bruchstück im unversehrten Organismus einnahm; am oralen Schnittende eines Bruchstückes bildete sich ein neuer Kopf, am aboralen Schnittende ein neuer Fuss. Diesem Gesetz unterliegen die Neubildungen nicht nur bei Aktinien sondern auch bei Hydra, bei einigen Seesternen, die ich darauf untersucht habe, bei einer Reihe von Würmern, bei Schneken, Krebsen und noch höheren Thieren.

III. Es finden sich demnach im Thierreich auch in Bezug auf die Organbildung dieselben Verhältnisse wieder wie im Pflanzenreiche; auch hier gelingt es bekanntlich in gewissen Fällen den Ort der Organbildung zu beherrschen (wie bei den sub I erwähnten Thieren), während er bei anderen Pflanzen (wie bei den Aktinien) von einstweilen unbekannten, anscheinend inneren Umständen der Pflanze abhängig ist.

IV. Von den verschiedenen Formen der Reizbarkeit, welche auf die Orientirung der thierischen Organe Einfluss haben, seien hier folgende erwähnt.

1. Die Kontaktreizbarkeit (Stereotropismus).

a) Bei einer Reihe von Hydroidpolypen heftet sich die Wurzel, sobald sie mit festen Körpern in Kontakt

kommt, an der Oberfläche derselben fest, um in strengster Adhäsion mit derselben weiterzuwachsen.

Die Sprosse dieser Hydroidpolypen haben diese Reizbarkeit nicht. Bei Tubularia, bei welcher der Polyp hinreichend gross ist, um ihn dem Versuche unterwerfen zu können, lässt sich zeigen, dass demselben die entgegengesetzte Kontaktreizbarkeit zukommt. Mit der Oberfläche fester Körper in Berührung gebracht, krümmt er sich von derselben weg. Es ist durch diese Reizbarkeit der Polypen möglich, dauernde (stereotropische) Krümmungen des Tubulariastammes zu erzielen.

b) Nur die im Wachsthum begriffene Spitze der Wurzel heftet sich an der Oberfläche fester Körper fest.

c) Damit diese Anheftung erfolgt, ist es nöthig, dass der Kontaktreiz längere Zeit gewirkt hat.

d) Dass durch Kontaktreize auch die Bildung von Wurzeln mitten am Stamm z. B. von Eudendrium bewirkt werden kann, ist schon erwähnt.

e) Bei den an einem festen Substrat haftenden Wurzeln einer Reihe von Hydroidpolypen bilden sich die neuen Sprosse an der dem festen Substrat gegenüberliegenden Seite der Wurzeln; während die Sprossen bei Aglaophenia, z. B. wenn die Wurzel allseitig von Wasser umspült ist, auf der Zenithseite der Wurzel sich bilden.

2. Heliotropismus.

a) Bei Sertularia (polyzonias?) sind die Sprosse positiv und die Wurzeln negativ heliotropisch. Nur die im Wachsthum begriffenen Theile führten heliotropische Krümmungen aus.

3. Geotropismus (?).

a) Cerianthus membranaceus stellt sich, wenn die Möglichkeit dazu vorhanden ist, stets so ein, dass die Längsachse vertikal steht, der orale Pol nach oben der aborale Pol nach unten gerichtet ist. Giebt man dem Thiere eine andere Stellung, so versucht zunächst

der Fuss durch vertikale Abwärtskrümmung die normale Orientirung wiederzugewinnen.

b) Die Haupt- wie Adventivwurzeln von Aglaophenia krümmen sich, wenn sie nicht mit der Oberfläche fester Körper in Kontakt kommen, nach abwärts und wachsen nach abwärts weiter, während die Sprosse sich aufwärts krümmen, zenithwärts wachsen und auch auf der zenithwärts gerichteten Seite horizontale Wurzelelemente sich bilden.

V. Für die allgemeine Physiologie des thierischen Wachsthums kommen folgende Erscheinungen in Betracht.

1. Für das Wachsthum der Tentakel von Cerianthus ist wie für das Wachsthum pflanzlicher Gewebe, unerlässliche Voraussetzung, dass der in den Zellen des Organs herrschende hydrostatische Druck eine gewisse Grösse übersteigt (dass das Organ turgeszent ist).

2. Das Wachsthum der Wurzeln von Aglaophenia, Sertularia u. a. Hydroidpolypen findet nur innerhalb einer kleinen Zone an der Spitze statt, wie bei den betreffenden pflanzlichen Organen.

3. Wenn die Wurzeln von Aglaophenia, Gonothyraea, Plumularia, Sertularia an festen Körpern sich anheften, ist das Längenwachsthum ein viel rascheres und dem absoluten Betrage nach grösseres, als wenn die Wurzeln allseitig von Wasser umspült sind; was Dalyell schon für andere Hydroidpolypen konstatiert hat.

VI. Von speziellen Ergebnissen sei hier nur die Thatsache hervorgehoben, dass wenn man bei Cerianthus einen queren Einschnitt in die Körperwand nahe der Mundscheibe macht, nur die über der Stelle der Einschnitte befindlichen Tentakel ihren Turgor einbüssen, während die übrigen Tentakel ihren Turgor beibehalten. Die Turgeszenz der Tentakel kann also hier nicht darauf beruhen, dass durch Kontraktion der Leibeswand Wasser in die Tentakel gepresst wird.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Heteromorphose bei Tubularia mesembryanthemum. Biorales Thier. Das aus der Mitte eines Stammes herausgeschnittene Stück a b bildete an jedem Schnittende einen Polypen (d und c). Nach der Polypenbildung erfuhr der Stamm a b den Zuwachs b d und a c. Die neugebildeten Stücke sind durchsichtiger als das alte. Vergrösserung im Verhältniss von 1 : 2 Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 2. Cerianthus membranaceus mit dem normalen Kopf a und dem neugebildeten, 3 Monate alten Kopf b; der letztere ist durch einen queren Einschnitt in den Rumpf des Cerianthus hervorgebracht. Es haben sich äussere und innere Tentakel und eine Mundscheibe, aber keine neue Mundöffnung gebildet. Natürliche Grösse; nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 3. Cerianthus membranaceus mit dem alten Kopf a und den in Folge eines queren Einschnittes bei b neu sprossenden Tentakeln. Nahe dem Fussende bei c ist ein zweiter Einschnitt gemacht, ohne dass sich hier Tentakel gebildet hätten. Das Fussende c d ist lang gestreckt, während das Hauptstück a c mässig kontrahirt ist.

Fig. 4, 5 und 6. Aus der Körperwand von Cerianthus herausgeschnittene Stücke, die in Regeneration begriffen sind.

Beide Stücke haben Tentakel nur an einer Seite a gebildet, welche gegen den oralen Pol des Mutterthieres gerichtet war. Die übrigen Schnittränder rollen sich in Folge der stärkeren Spannung des Entoderms nach innen ein, so dass die Oberfläche des Körpers wie beim ursprünglichen Thier vom Ektoderm gebildet wird; doch können auch, wie Fig. 4 zeigt die neuen Tentakel sich bilden, wenn das Entoderm e noch offen zu Tage liegt.

In Fig. 6, welche dasselbe Thier wie Fig. 5, nur 2 Monate später (etwas stärker vergrössert) zeigt, sieht man auch die kleineren inneren Tentakel. Massstab ca. 1 : 2 der natürlichen Grösse.

Fig. 7. Geotropische Einstellung eines Cerianthus, der ursprünglich auf das horizontale Drahtnetz gelegt war und dann seinen Fuss vertikal abwärts durch die Masche des Netzes durchzwängte. Natürliche Grösse; a Kopf, b Fuss des Thieres.

Fig. 8. Geotropische Reaktionen bei Cerianthus. Der Cerianthus war ursprünglich auf die Oberseite des horizontalen Drahtnetzes gelegt worden und

hatte wie in Fig. 7 seinen Fuss nach unten vertikal abwärts durch die Masche a des Drahtnetzes durchgezwängt; der Kopf befand sich nunmehr wie in Fig. 7 auf der oberen, der Fuss auf der unteren Seite des Drahtnetzes. Dann wurde das Drahtnetz um 180° um eine horizontale Achse gedreht, so dass der Fuss jetzt nach oben gerichtet war; derselbe krümmte sich wieder nach abwärts und zwängte sich von neuem, diesmal durch die Masche b des Netzes, vertikal nach unten. Dann wurde das Netz wieder umgekehrt und nun krümmte sich der Fuss wieder nach abwärts und ging durch die Masche c. In dieser Lage, durch das Drahtnetz geflochten — und zwar lediglich durch den Einfluss der Schwerkraft — ist das Thier nach dem Leben in natürlicher Grösse gezeichnet.

Fig. 9 und 10. Abnahme des Turgors der über der Stelle eines queren Einschnittes in die Körperwand stehenden Tentakel.

e Fig. 9 ist die Stelle des queren Einschnittes, b sind die über der Stelle des Einschnittes stehenden Tentakel mit vermindertem Turgor; a sind die turgescenten Tentakel, c sind die am unteren Schnittrande neu sprossenden Tentakel. Am oberen Schnittrand f, der in Fig. 10 sichtbar ist, haben sich keine Tentakel gebildet. Wenig vergrössert.

Fig. 11 u. 12. Heteromorphose bei Aglaophenia pluma. Biapikale Stöcke. a b ist der alte Stamm, a die Spitze, b das basale Ende des Stammes. Die Stücke wurden mit der Spitze nach unten in den Sand gesteckt. Am basalen Ende entstanden neue, zenithwärts wachsende Spitzen b c. Massstab 1 : 2 der natürlichen Grösse.

Fig. 13. Abwärtskrümmung wachsender Wurzeln und Aufwärtskrümmung wachsender Sprosse bei Aglaophenia pluma. Der von der Wurzel abgeschnittene Stamm a b war vertikal mit der Basis a nach unten im Aquarium fixirt worden. Am abgeschnittenen oralen Ende b entstand die Wurzel W_1, die sich alsbald abwärts krümmte, in der Mitte des Stammes die Adventivwurzel W_2, die das gleiche that. An der Zenithseite der Wurzel W_1 entstand ein aufwärts wachsender Spross S.

Fig. 14 a u. 14 b. Neubildungen bei Plumularia pinnata. Die alten nahe der Wurzel abgeschnittenen Stämme a b waren verkehrt in den Sand gesteckt worden, a ist das apikale, b das basale Schnittende. Aus dem Schnittende b wuchs zuerst ein Stück b c vertikal nach oben, aus dem dann ein ebenfalls zenithwärts wachsender Spross c e hervorging Der Stamm b c wuchs von c ab horizontal in der Richtung c d weiter. Das Stück b c d hatte den für die Wurzeln der Hydroidpolypen characteristischen Stereotropismus. Doppelte Vergrösserung.

Fig. 15 a u. 15 b. Heteromorphose bei Eudendrium (racemosum?). Biapikale Stöcke. a b ist der aus einem Stock herausgeschnittene Torso, a das basale, b das apikale Schnittende desselben. Das Bruchstück wurde vertikal mit dem basalen Ende b nach oben im Aquarium aufgehangen. An beiden Enden bildeten sich neue Polypen c und d und dicht unter den Polypen begann der Stamm zu wachsen um die Stücke a d und b c. Die am basalen Ende entstehenden Sprosse SS wuchsen alle nach oben und gegen die Fensterseite des Aquariums. Am alten Zweig e (Fig. 15 b) entstand, nachdem der Torso verkehrt aufgehangen war, ein neuer Spross S_1, der nicht zur alten Spitze b, sondern zenithwärts gegen die Basis a weiterwuchs. Doppelte Vergrösserung.

Fig. 16 a, b, c. Heteromorphose bei Sertularia (polyzonias?)

Fig. 16 a und b biapikale Stöcke. Die Stämme a b waren nahe der Wurzel bei b abgeschnitten und verkehrt mit dem basalen Schnittende b nach oben in den Sand gesteckt. Das Stück a c steckte im Sande. Aus dem nach oben gerichteten Ende b wuchsen sowohl Wurzeln W, wie Sprosse S, beide wuchsen in der durch Pfeile bezeichneten Richtung der Lichtstrahlen, die Sprosse zur Lichtquelle, die Wurzeln in der entgegengesetzten Richtung. In Fig. 16 a entstehen Adventivwurzeln W_2, die ebenfalls negativ heliotropisch sind. In Fig. 16 c entsteht der Spross S an der dem Licht zugekehrten Seite der neugebildeten Wurzel W_1. (Aus Pflügers Archiv Bd. 47.) Doppelte Vergrösserung.

Fig. 17. Heteromorphose bei Gonothyraea Lovenii. Biapikaler Stock. Der alte Stock war nahe der Wurzel a abgeschnitten und verkehrt in den Sand gesteckt, aus dem aboralen Ende bei a wuchs eine neue Spitze a c a c- wärts. Vergrösserung im Verhältniss 1 : 4.

Inhalts-Verzeichniss.

Seite

I. Einleitung 5
II. Heteromorphose bei Tubularia mesembryanthemum 11
III. Ueber die Lebenserscheinungen des oralen Pols von Tubularia mesembryanthemum 17
IV. Der Widerspruch zwischen Allmans Theorie der Polarität und dem Verhalten von Tubularia mesembryanthemum 21
V. Heteromorphose bei Aglaophenia pluma 24
VI. Heteromorphose bei Plumularia pinnata 32
VII. Heteromorphose bei Eudendrium (racemosum?) 34
VIII. Heteromorphose bei Sertularia (polyzonias?) 37
IX. Heteromorphose bei Gonothyraea Lovenii 40
X. Ueber den Ort der Tentakel-Bildung bei Cerianthus membranaceus . 41
XI. Beziehungen zwischen Form und Reizbarkeit bei Cerianthus . . . 48
XII. Weitere Bemerkungen über die Form und die Lebenserscheinungen der neugebildeten Köpfe von Cerianthus 56
XIII. Ueber die Bedeutung des Turgors für das Wachsthum der Tentakel von Cerianthus 60
XIV. Anhang: Ueber die äusseren Umstände, welche den Röhrenbau bei Cerianthus membranaceus bestimmen 63
XV. Versuche über Organbildung und Reizbarkeit bei einigen anderen Aktinien 66
XVI. Zusammenstellung der Ergebnisse 72
Erklärung der Abbildungen 77

28569

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9
Fig. 10.
Fig. 11
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 13b.
Fig. 14.
Fig. 14a
Fig. 14b.
Fig. 15a
Fig. 16a
Fig. 16b.
Fig. 16c
Fig. 17.

UNTERSUCHUNGEN

ZUR

PHYSIOLOGISCHEN MORPHOLOGIE

DER

THIERE.

II.

ORGANBILDUNG UND WACHSTHUM.

VON

DR. JACQUES LOEB
BRYN MAWR, PENNSYLVANIA.

MIT 2 TAFELN IN LITHOGRAPHIE UND 9 FIGUREN IM TEXT.

WÜRZBURG.
VERLAG VON GEORG HERTZ.
1892.

Vorwort.

Während die physiologischen Bedingungen des Wachsthums und der Organbildung bei Pflanzen namentlich durch die Arbeiten von Sachs und seinen Schülern experimentell und theoretisch eingehender durchforscht sind, sind die gleichen Lebenserscheinungen bei Thieren wenig, beziehungsweise gar nicht untersucht. Die folgende Abhandlung soll dazu beitragen, diese Lücke in der Thierphysiologie auszufüllen.

Im ersten Heft der „Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere“ [1]) hatte ich den Nachweis geführt, dass es unter bestimmten Bedingungen bei einer Reihe von Thieren mit Sicherheit gelingt, an der Stelle eines abgeschnittenen Organs ein typisch anderes Organ wachsen zu lassen. Man hatte es bis dahin für selbstverständlich gehalten, dass, wenn an Stelle eines verlorenen Organes ein neues gebildet wird, dieses immer dem verlorenen nach Form und Lebenserscheinungen gleichen müsse. In den wenigen Fällen, in denen Autoren zufällig ein vom verlorenen verschiedenes Gebilde bei einem Thier hatten entstehen sehen, hatte man dem die Bedeutung einer mehr pathologischen Erscheinung beige-

1) Untersuchungen zur physiologischen Morphologie. I. Heteromorphose. Würzburg 1891. (Erschienen 1890.)

legt, deren Bedingungen nicht weiter verfolgt wurden. Ich bezeichnete den Ersatz eines verlorenen Organs durch ein anderes, vom verlorenen nach Form und Lebenserscheinungen verschiedenes als Heteromorphose; unter Regeneration verstehe ich den Ersatz eines verlorenen durch ein ihm gleiches Organ.

Die Versuche über Heteromorphose werden nun in diesem Heft nicht nur weiter fortgeführt, sondern es wird auch gezeigt, dass es bei Antennularia antennina, einem Hydroidpolypen, mit Sicherheit gelingt, gewisse Organe zu zwingen, ihr Wachsthum einzustellen und als andere Organe weiterzuwachsen, ohne dass man nöthig hätte, sie zu verletzen oder auch nur zu berühren. Man erreicht diesen Effekt durch passende Einstellung des Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde. Bei demselben Thiere ist es mir auch gelungen, unter bestimmten Bedingungen eine Varietät zu erhalten, die in dem reichen von der zoologischen Station zu Neapel mir gelieferten Materiale nie vorkam. Ich werde in diesem Heft nur die Thatsache vorläufig mittheilen, da ich beabsichtige, diese Erscheinung weiter zu verfolgen.

Während es bei diesen und anderen Thieren ein leichtes ist, Heteromorphosen zu erzielen, sind bei vielen Thieren alle meine Bemühungen nach dieser Richtung bisher vergeblich gewesen. Man macht bei solchen Organismen die Erfahrung, dass an einer bestimmt orientirten Schnittstelle unter allen Umständen auch nur ein und dasselbe Organ neugebildet werden kann. Die einem solchen Verhalten zu Grunde liegenden inneren Bedingungen der Organbildung sind bisher nie verfolgt worden, und so mögen einige nach dieser Richtung angestellte Versuche an Tubularia den Leser vielleicht interessiren.

Ueber die physiologischen Bedingungen des Wachsthums theile ich einige mit den einfachsten Mitteln ausgeführte Versuche mit. Von allgemeinerem Interesse dürfte der hier geführte Nachweis sein, dass das Wachsthum der Tubularie von der Wasseraufnahme ebenso abhängt, wie das Wachsthum der

Pflanze. Ganz das Gleiche gilt von der Regeneration. Hierher gehören auch die Versuche, welche den Einfluss der Zufuhr von Sauerstoff, Kalium, Magnesium und einigen anderen Stoffen auf die Regeneration und das Wachsthum zeigen.

Es war natürlich, dass ich mich mit den ersten Versuchen an niedere Thiere wandte, weil ich hier hoffen durfte in der kürzesten Zeit mit organoplastischen Versuchen zu einem Resultat zu kommen. Ich habe aber diesmal auch eine solitäre Ascidie, Ciona intestinalis, mit in den Bereich der Untersuchung gezogen und bin dabei zu folgenden drei Ergebnissen gelangt. 1. Macht man einen seitlichen Einschnitt in die orale oder in die Auswurfsröhre, so bilden sich an beiden Schnitträndern Ocellen. 2. Nach Exstirpation des ganzen Centralnervensystems bleiben die Reflexe des Thieres bestehen, nur ist die Reizschwelle für dieselben erhöht; und 3. Ciona ist im Stande das exstirpirte Centralnervensystem ganz von neuem zu bilden.

Während ich wiederholt in meinen Arbeiten dazu geführt wurde nachzuweisen, dass die Abhängigkeit thierischer Lebenserscheinungen von äusseren Reizursachen wesentlich die gleiche ist, wie die pflanzlicher Lebenserscheinungen von denselben Reizursachen — ich erinnere an meine Arbeiten über Heliotropismus und Geotropismus und über Organbildung und Wachsthum bei Thieren — wird es mir von zoologischen Kritikern immer wieder zum Vorwurf gemacht, dass ich die angeblich „fundamentalen Unterschiede zwischen Thier und Pflanze“ nicht genügend berücksichtige. Ich gestehe, dass ich die physiologische Litteratur auf diese „fundamentalen Unterschiede“ ziemlich genau durchsucht habe, aber ohne etwas derartiges zu finden. Leider theilt auch keiner dieser Kritiker mit, worin diese „fundamentalen Unterschiede“ seiner Meinung nach bestehen. Ich habe den Eindruck gewonnen, als ob der Vorwurf nur dadurch möglich sei, dass die betreffenden Kritiker die physiologische Chemie und deren Ergebnisse nicht genügend würdigen. Physiologisch wird man nach den Arbeiten von Claude Bernard, Hoppe-Seyler, J. Sachs und An-

deren von einem „fundamentalen Unterschied zwischen Thier und Pflanze“ nicht mehr reden können[1]).

Die Morphologie wird neuerdings öfter in Verbindung mit der Mechanik genannt[2]). Sofern man sich vorstellt, dass die Morphologie schliesslich in Mechanik sich auflösen müsse, ist nichts dagegen einzuwenden; es ist ja wiederholt von umfassenden Köpfen, die sowohl in der Mechanik als auf anderen Gebieten der Naturwissenschaft Hervorragendes geleistet haben, darauf hingewiesen worden, dass die Endform aller Naturwissenschaft Mechanik sein müsse[3]). Wenn das aber auch das Endziel sein sollte, so braucht oder kann der Weg dahin doch nicht von vornherein der der mechanischen Behandlung aller Probleme sein, wie ja die Entwicklung der Physik und der Chemie zur Genüge beweist. Auch die morphologischen Probleme können im Allgemeinen nicht unmittelbar nach den Prinzipien der Mechanik behandelt werden. Organbildung und Wachsthumsvorgänge sind in erster Linie chemische Vorgänge. Wirken ferner — was wohl immer der Fall ist, — äussere Umstände auf die Vorgänge der Organbildung ein, so finden Reizwirkungen statt, d. h. die der Beobachtung zugänglichen Endwirkungen sind im Allgemeinen der äusseren Reizursache weder qualitativ noch quantitativ gleich. Diese Reiz- oder Auslösungsvorgänge entziehen sich einstweilen durchaus der Mechanik. Da-

---

1) Einer dieser Kritiker hält mich, wie es scheint, für einen Botaniker. Nachdem er erklärt hat, dass ich „in der Pflanzenphysiologie gut beschlagen sei“, fährt er fort: „Aber die Art und Weise, wie er seine Beobachtungsgegenstände behandelt, als wären sie gar nicht Thiere mit thierischen Lebensbedingungen und -eigenthümlichkeiten, sondern Pflanzen, zeigt, dass er thatsächlich gar keine Ahnung von den Schwierigkeiten thierphysiologischer Forschung hat.“ Das Komische dabei ist nun unter Anderem das, dass dieser thierphysiologisch entrüstete Zoologe das Gebiet der physiologischen Forschung niemals betreten hat und daher ganz besonders gut in der Lage sein muss, einen Physiologen auf die Schwierigkeiten desselben aufmerksam zu machen.

2) Ausführlicheres darüber findet der Leser in der Schrift von H. Driesch: Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena 1891.

3) Vergl. jedoch auch Mach, Die Mechanik in ihrer Entwickelung. Leipzig 1883, S. 467.

gegen sind sie der natürliche Gegenstand der Physiologie. Die originelle Aufgabe des Physiologen besteht ja eben darin, dass er die eine Reiz- oder Lebenserscheinung bestimmenden Umstände ermittelt. Hierbei aber von ihm zu verlangen, dass er nur die mechanischen Umstände berücksichtigen soll, wäre in der physiologischen Morphologie eine ebenso willkürliche Beschränkung, wie in der physiologischen Optik oder in der physiologischen Chemie. Dagegen giebt es auch einzelne morphologische Erscheinungen, die einer mechanischen Behandlung heute schon zugänglich sind; das sind aber naturgemäss solche, die den specifischen Charakter der Lebenserscheinungen nicht haben, d. h. keine Auslösungsvorgänge sind.

In dem Gesagten liegt auch der Nachweis, dass die physiologische Morphologie nicht nur ein möglicher, sondern ein nothwendiger Theil auch der Thierphysiologie ist, wie die physiologische Optik oder die physiologische Chemie; insofern als die Vorgänge des Wachsthums und der Organbildung Lebenserscheinungen d. h. Reizwirkungen, Auslösungsvorgänge sind, und als zur Analyse und Beherrschung der Auslösungsvorgänge besondere auf die Natur dieser Vorgänge Rücksicht nehmende Methoden nöthig sind, die man eben als physiologische bezeichnet [1]).

Die dieser Schrift zu Grunde liegenden Versuche sind im Winter 1890/91 an der zoologischen Station zu Neapel angestellt worden. Herrn Professor Dohrn, wie den Herren Professor Eisig, Dr. Herter und Dr. Schiemenz bin ich für die Liebenswürdigkeit, mit der sie mir die reichen Mittel der Station zugänglich machten, zum tiefsten Danke verpflichtet. Leider war die Zeit meines Aufenthaltes in Neapel wieder zu kurz bemessen, um alle begonnenen Versuche zu Ende führen zu können.

Zürich, den 1. September 1891.

---

1) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. II. Aufl. Leipzig 1887 S. 3 und 4.

I.

Ueber die Abhängigkeit der Organbildung bei Antennularia antennina von der Orientirung dieses Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde.

1. Der Unterschied der physiologischen von der rein formalen Morphologie besteht darin, dass erstere darauf ausgeht, den Ablauf der Organbildung oder der Gestaltbildung überhaupt zu beherrschen, dass sie also in erster Linie ein technisches Ziel verfolgt. Da nach dieser Richtung so gut wie alles noch zu thun ist, müssen uns für den Anfang die Fälle besonders willkommen sein, in denen das Mittel, durch welches wir die Organbildung nach unserem Willen zu lenken im Stande sind, ein sehr einfaches und doch souveränes ist. Einen solchen Fall will ich im Folgenden schildern. Es handelt sich um Beherrschung der Organbildung durch die Einstellung welche man dem Thier — Antennularia antennina, einem Hydroidpolypen — gegen den Schwerpunkt der Erde giebt. Wir können durch dieses Mittel nicht nur an Stelle eines abgeschnittenen Organs ein gewünschtes anderes wachsen lassen, sondern wir können auch ein vorhandenes unverletztes Organ zwingen, sein Wachsthum einzustellen und ein ganz anderes Organ aus sich heraus wachsen zu lassen.

2. Bei Antennularia antennina (Fig. 1 der Tafel) erhebt sich ein gerader unverzweigter Stamm S S von ca. 1—2 mm Dicke

und oft mehr als 20 cm Länge aus einem Gewirr filzartig verschlungener Wurzeln W. Am Stamme stehen in regelmässiger Folge, ein wenig aufwärts gerichtet, feine kurze Fiedern von begränztem Längenwachsthum, auf deren Oberseite sich Polypen und Nematophoren befinden, die in der Zeichnung nur durch Punkte angedeutet sind. Um Raum zu sparen, ist nur das unterste Drittel des Stammes gezeichnet worden.

Ich habe schon früher mitgetheilt, dass die Antennularia einen ausgesprochenen Geotropismus zeigt, d. h. dass die wachsenden Theile derselben eine ganz bestimmte Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde einzuhalten gezwungen sind[1]). Bringt man eine Antennularia, deren Stamm im Wachsthum begriffen ist, in eine von der Vertikalen abweichende Lage, so krümmt sich die neu hinzuwachsende Spitze so lange bis sie wieder vertikal steht und wächst dann nach oben weiter. Die Wurzel dagegen wächst vertikal abwärts, aber nicht so scharf geradlinig wie der Stamm. Der Stamm ist negativ, die Wurzel positiv geotropisch. Der Stamm a b (Fig. 2 der Tafel) hatte ursprünglich vertikal gestanden. Ich neigte ihn dann so gegen die Vertikale, dass er mit dieser den Winkel c b a bildete; das nach der Lageänderung neu hinzugewachsene Stück b c wuchs genau in der Richtung der Vertikalen. Ich brachte dann den Stamm ungefähr in die alte Stellung zurück und nun erfolgte das weitere Wachsthum in der vertikalen Richtung c d weiter. Fig. 3 der Tafel zeigt ebenfalls eine geotropische Aufwärtskrümmung des Stammes in etwas vergrössertem Maasstab. Abwärts wachsende Wurzeln sind in W, Fig. 4 und 5 abgebildet. Während die Spitze des wachsenden Stammes bei kleinen Lageänderungen gegen den Horizont nicht müde wird, immer wieder in der Vertikalen aufwärts zu wachsen, ist die Wurzel viel empfindlicher; sie verträgt Lageänderungen sehr schlecht, und den positiven Geotropismus habe ich nur an neu wachsenden Wurzeln feststellen können. Das Licht hat keinen nachweisbaren

1) Ueber Geotropismus bei Thieren. Pflüger's Archiv für Physiologie Bd. 49. 1891.

Einfluss auf die Orientirung von Antennularia. Bei einseitiger seitlicher Beleuchtung wächst das Thier dennoch in genau vertikaler Richtung weiter, und das gleiche fand bei einem Versuch im Dunkeln statt [1]). Dagegen waren Kontaktreize von Einfluss auf die Orientirung: Brachte man Wurzeln mit der Oberfläche fester Körper in Berührung, so hefteten sie sich an derselben fest und wuchsen auf ihr weiter. Die Sprosse und Fiedern haben diese Reizbarkeit nicht.

3. Nach diesen Vorbemerkungen wollen wir nunmehr zeigen, wie von der Orientirung des Stammes gegen den Horizont Regeneration und Heteromorphose abhängen. Es sei a b (Fig. 1 im Text) ein aus dem Stamm der Antennularia geschnittenes Stück, a das apicale, b das basale (Wurzel-)Ende desselben. Wir hängen a b vertikal frei im Aquarium auf, so dass beide Schnittenden von Wasser umspült sind; a befindet sich oben, b unten. Es tritt bei diesem Thier völlige Regeneration ein, bei a bildet sich ein neuer Spross S, bei b eine oder mehrere Wurzeln w; jener wächst aufwärts, diese abwärts.

Fig. 1.

Fig 2.

Wir stellen an einem zweiten Stück genau den gleichen Versuch an mit dem Unterschied, dass das basale Ende b nach oben, das apicale a nach unten gerichtet ist (Fig. 2 im Text). Nunmehr bildet sich am basalen, aber nach oben gerichteten Schnittende b ein Spross S, am apicalen nach unten gerichteten Ende a eine oder mehrere Wurzeln W, die kräftig und ganz normal weiterwachsen. Am neuen Spross entspringen Fiedern die ein wenig zenithwärts gerichtet sind und die ihre Polypen auf der Zenithseite tragen. Der neue

---

[1]) Das Wachsthum der im Dunkeln kultivirten Exemplare war auffallend gering. Das kann aber Zufall gewesen sein.

Spross ist das Spiegelbild des alten. Es ist aber auf diese Weise ein leichtes, Heteromorphosen bei Antennularia herzustellen.

4. Stellen wir das aus dem Stamm einer Antennularia herausgeschnittene Stück nicht vertikal, sondern schräg (Fig. 3 im Text) so entsteht an dem höher gelegenen Schnittende a ein Spross S, der vertikal aufwärts wächst; am unteren Ende b entstehen vertikal abwärts wachsende Wurzeln; gleichviel ob b das apicale oder das basale Schnittende ist. Soweit bietet der Fall nichts neues. Aber an jedem beliebigen anderen Element eines schräg gestellten Stammes können Sprosse, z. B. S_I und S_{II} und Wurzeln W_I und W_{II} entstehen. Das Wesentliche aber ist hierbei der Umstand, dass auch hier wieder der Ort der Neubildung durch die Orientirung des Stammes gegen den Schwerpunkt der Erde bestimmt ist: Die Sprosse entstehen nur an der nach oben gegen den Zenith gerichteten Seite des Elements, die Wurzeln zunächst nur an der Unterseite desselben. Dass aus der Oberseite jedes Elements eines schräg gestellten Stammes ein Spross entstehen kann, geht auch daraus besonders deutlich hervor, dass das gelegentlich an der Oberseite des tiefsten Elementes stattfindet. Ein solcher Fall ist in Fig. 6 der Tafel abgebildet. Ein Antennulariastamm war so umgebogen, dass beide Enden schräg nach unten gerichtet waren. An der Oberseite verschiedener Elemente des Stammes haben sich die neuen Sprosse S_1 S_2 S_3 S_4 S_5 gebildet, S_1 ist aus der Oberseite des tiefsten Elements hervorgewachsen. Dass

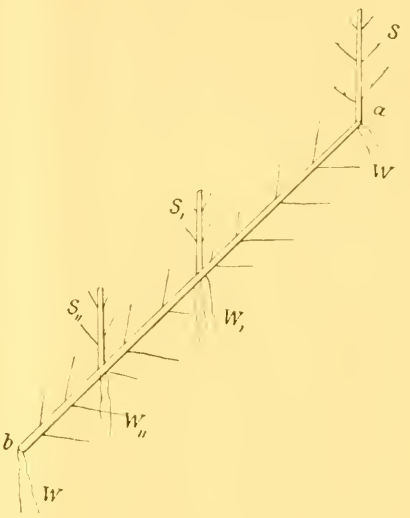

Fig. 3.

Sprosse an der Oberseite, Wurzeln an der Unterseite eines von der Vertikalen abweichenden Stammes sich bilden, tritt am schönsten in Erscheinung, wenn man Antennulariastämme horizontal und allseitig vom Wasser umspült im Aquarium aufhängt. Bei längerer Dauer des Versuches treten dann allerdings in Bezug auf Wurzelbildung noch ganz besondere Erscheinungen ein, die wir später noch besprechen müssen. Berücksichtigt man das, so kann Fig. 4 der Tafel als ein Beispiel eines solchen Falles gelten. In Fig. 5 der Tafel sieht man wie ein neuer Spross am basalen Schnittende eines horizontalen Stammes entsteht, und zwar auch an der Oberseite.

II.

Fortsetzung dieser Versuche und Heteromorphose an unverletzten Organen.

1. Es gelingt nun nicht nur mit Hilfe der Schwerkraft, an der Stelle eines abgeschnittenen Organs ein anderes wachsen zu lassen: wir können auch mit Hilfe derselben Kraft ein unversehrtes Organ als ein typisch anderes Organ weiterwachsen lassen.

Legen wir ein aus dem Stamme von Antennularia herausgeschnittenes Stück horizontal in's Aquarium, so dass es allseitig von Wasser umgeben ist, so beginnen nach einiger Zeit, etwa nach ein oder zwei Wochen, die Fiederchen, welche sich an der unteren Seite des Stammes befinden, zu wachsen und zwar nicht in der alten Richtung, schräg gegen die Spitze des Stammes hin, sondern vertikal nach abwärts. An den Fiedern der Oberseite passirt nichts dergleichen. Diese neu wachsenden vertikal nach abwärts gerichteten Organe sehen ganz aus wie Wurzeln, und dass sie es in der That sind, lässt sich physiologisch nachweisen: bringt man sie in Kontakt mit einem festen Körper, so heften sie sich an demselben fest und verwachsen mit der Oberfläche desselben. Sie besitzen also ausser dem positiven Geotropismus auch die typische Kontaktreizbarkeit, den positiven Stereotropismus, eine Form der Reizbarkeit, welche nur den Wurzeln, aber nicht den Fiedern der Antennularia zukommt. In Fig. 4 sieht der Leser einen solchen

Antennulariastamm, an dem alle Fiedern der Unterseite sich in Wurzeln verwandelt haben. Ausserdem sind in der Nachbarschaft des jungen Sprosses c d auch noch einige Fiedern der Oberseite zu Wurzeln geworden; das ist ein besonderer Fall, über den wir nachher noch sprechen werden.

2. Ich schnitt lange Stücke aus dem Stamme einer Antennularia, bog sie und hing sie in der Fig. 6, 7 und 8 bezeichneten Weise im Aquarium auf. Beide Enden hatten gleiche Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde. Nach einiger Zeit begannen (Fig. 7) die Fiedern auf der Unterseite des nahezu horizontalen Abschnitts a b als Wurzeln weiterzuwachsen. Einige Zeit später trat das gleiche bei all' denjenigen Fiedern ein, deren Spitze nach unten gerichtet war. In Fig. 8 findet der Leser ein zweites Exemplar aus derselben Versuchsreihe, nur 6 Wochen später gezeichnet. Alle mit der Spitze abwärts gerichteten Fiedern von a bis b sind als Wurzeln weitergewachsen. Bei genauer Betrachtung der Fig. 6 kann der Leser die Erscheinung auch wieder finden; nur muss ich erwähnen, dass diese Zeichnung nach ganz kurzer Versuchsdauer ausgeführt und dass daher die Wurzelbildung noch nicht weit vorgeschritten ist.

Der Vorgang dieser Heteromorphose an einer Fieder ist nun makroskopisch gewöhnlich der, dass die Spitze der Fieder der Unterseite zu Grunde geht, die Polypen und Nematophosen verschwinden und dass dann an dem freien distalen Ende die Wurzel hervorsprosst, ohne dass eine operative Verletzung mit der Fieder vorgenommen wäre.

3. Während es mir beliebig oft und in jedem einzelnen Falle glückte, Fiedern unter den angegebenen Bedingungen als Wurzeln weiter wachsen zu lassen, gelang die Hervorbringung eines Sprosses aus einer Fieder nur in einem einzigen Falle, der in Fig. 9 dargestellt ist. Ein kleines Stück a b aus dem Stamm einer Antennularia lag horizontal im Wasser. Nach einiger Zeit begann bei C die Spitze einer Fieder vertikal in die Höhe zu wachsen. Neue Fiedern bildeten sich an dem-

selben nicht. Eine gleiche negativ geotropische Neubildung entstand an dem aboralen Schnittende bei a.

4. Die durch Aenderung der Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde ohne jede Verletzung möglichen Heteromorphosen bei Antennularia sind aber mit dem Gesagten noch nicht erschöpft. Es gelingt auch wachsende Sprossspitzen zu zwingen, ihr Wachsthum als Spross aufzugeben und als Wurzel weiterzuwachsen. Das erreicht man einfach so, dass man den wachsenden Spross mit der Spitze nach unten richtet. Ich schnitt lange Stücke aus dem Stamm von Antennularien und hing sie verkehrt, aber angenähert vertikal im Aquarium auf. Es bildete sich dann am oberen basalen Ende ein Spross, der rasch in die Höhe wuchs. Als er eine gewisse Höhe erreicht hatte, drehte ich das Ganze um 180° um eine horizontale Achse und nun krümmte sich in keinem einzigen Falle die Sprosspitze nach oben — wie negativ geotropische Pflanzentheile im Allgemeinen unter den gleichen Umständen — sondern der Spross hörte auf zu wachsen, während an seiner Spitze sich eine oder mehrere Wurzeln bildeten.

Fig. 10 zeigt einen Stamm nach Beendigung eines solchen Versuches. a b ist das Stammstück, welches ursprünglich dem Versuch unterworfen wurde. Es war zuerst verkehrt aufgestellt worden, so dass das basale Ende b zenithwärts, das apicale Ende a erdwärts gekehrt war. Es entstand am basalen Ende der neue Spross bc, der in der Richtung der Vertikalen aufwärts wuchs und aufwärts stehende Fiederchen bildete, an deren Zenithseite Polypen entstanden. An der Basis des neuen Stammes bei b bildeten sich die Wurzeln W_1, wie das fast immer geschah, wenn das alte Stammstück nicht ganz vertikal stand. Am unteren apicalen Ende a entstanden die abwärts wachsenden Wurzeln W, die viel kleiner blieben als die Wurzeln W_1. Es war so eine vollständige Heteromorphose gelungen, an Stelle der alten Spitze war eine Wurzel, an Stelle der Wurzel ein Spross gebildet. Jetzt kehrte ich das Ganze um nahezu 180° um eine horizontale Achse, und das Thier gewann die

Orientirung, die es in der Zeichnung hat. Der Pfeil bezeichnet die Richtung der Vertikalen. Die jetzt nach unten gerichtete Spitze des Stammes hörte auf zu wachsen, aber der Stamm blieb kräftig und behielt sein normales Aussehen. An seinem Ende c bildeten sich mehrere Wurzeln W_2 und ausserdem entstanden an der Unterseite die Wurzeln W_3, die möglicherweise zum Theil oder alle sich aus den frühern Fiederchen bildeten, die im übrigen zu Grunde gegangen waren. Die alten Wurzeln bei a blieben bestehen und so lief das Thier an beiden Enden in Wurzeln aus.

Die gleiche Sache, nur im Einzelnen etwas abweichend, finden wir in Fig. 11. Der Stamm a b war schräg im Wasser aufgehängt. Das apicale Ende b war ursprünglich das höhere. Auf der damals zenithwärts gerichteten Seite entstand der Spross d e, also an einem ziemlich tief gelegenen Element des Stammes. Der Ursprungsstelle von d e gegenüber und am tieferen Schnittende a des Stammes entstanden Wurzeln W. Als der neue Spross die Länge d e erreicht hatte kehrte ich das Ganze um, so dass b und e nach unten gerichtet waren und das Präparat die Orientirung erhielt, die es in der Zeichnung hat. Der Spross d e hörte auf zu wachsen und bei e bildete sich eine feine, abwärts wachsende Wurzel W_1. Bald darauf, als die Wurzel eben entstanden war, wurde die Zeichnung entworfen. Ausser bei e entstanden auch Wurzeln W_5 am apicalen, nach unten gerichteten Schnittende bei b; endlich bildeten sich die 3 Sprosse S_2 S_3 S_4 an der Oberseite mit ihren zugehörigen Wurzeln W_2, W_3, W_4.

5. Bei all' diesen Versuchen wiederholt sich eine Erscheinung, die aber nicht bloss eine Eigenthümlichkeit von Antennularia ist: nämlich es entstehen viel leichter und häufiger Neubildungen am basalen Schnittende als am apicalen Ende. Ich habe Aehnliches bei Actinia mesembryanthemum gefunden und A. v. Heider erwähnt es bei Cladocora [1]). Ganz allgemein bei Antennularia ist auch die Abhängigkeit der Wurzelbildung

1) A. v. Heider, Die Gattung Cladocora, Wiener Sitzungsberichte, 84. B. I. Abth. 1881. S. 664.

von der Sprossbildung. Bildet sich irgendwo ein Spross, so entstehen nach einiger Zeit Wurzeln, zuerst an der Unterseite des alten Sprosses, dann aber auch an der Oberseite und zwar in unmittelbarer Umgebung des neuen Sprosses und zuletzt am unteren Ende des neuen Sprosses selbst (Fig. 4 der Tafel). Man sieht ohne Weiteres, wie hierdurch die reine Abhängigkeit der Organbildung von der Orientirung komplizirt wird.

6. Wie des Genaueren der Ort der Organbildung bei Antennularia von der Orientirung der Thiere gegen den Schwerpunkt der Erde abhängt, kann ich nicht angeben. Selbstverständlich aber kann der Einfluss der Schwerkraft in der belebten Natur kein anderer sein als in der unbelebten, und es wäre daher auch durchaus kein Grund zu einer Enttäuschung vorhanden, wenn es sich herausstellen sollte, dass der einstweilen so geheimnissvolle Einfluss der Schwerkraft auf die Organbildung bei Antennularia beispielsweise in einfachen hydrostatischen Wirkungen besteht. Es wäre auch ganz müssig, die Frage aufzuwerfen, ob die Schwerkraft „die Ursache“ der Organbildung bei Antennularia sei; sie ist natürlich nur ein einzelner, den Ort der Organbildung bei Antennularia bestimmender Umstand, der unter gewöhnlichen Bedingungen allerdings von entscheidender Bedeutung ist[1]). Ich füge diese Bemerkungen hinzu, weil es mir scheint, als sei die Arbeit Pflüger's über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen in einigen Punkten missverstanden und zum Nachtheil für die weitere Entwicklung der physiologischen Morphologie der Thiere nicht so gewürdigt worden, wie sie es verdient.

7. Ich will zum Schluss aus der botanischen Litteratur einen ähnlichen Versuch anführen über Umformung pflanzlicher Organismen durch äussere Kräfte; der Leser mag daraus ersehen, wie auch in Bezug auf diese Lebenserscheinungen von einer physiologischen Trennung der Thiere und Pflanzen keine Rede sein kann.

1) Mach definirt in seinem „Grundriss der Naturlehre“ Ursache und Wirkung folgendermassen: „Die auffallendste Bedingung der eingetretenen Veränderung pflegt man die Ursache, die Veränderung selbst die Wirkung zu nennen.“

Ich wähle dazu Noll's Versuche an Siphoneen, die vielleicht den erfolgreichsten Versuch der Beherrschung der Organbildung bei Pflanzen darstellen[1]). Bei Bryopsis muscosa entspringen nach Noll „an dem aufrechten Stämmchen gegen die Spitze zu die sog. Blattfiederchen, Schläuche, die sich etwa unter 45^0 vom Stämmchen in zwei Reihen abzweigen. Am unteren Theil der Pflanze stülpen sich die Wurzelschläuche aus, die lichtscheu in das Substrat dringen und nach Art der Wurzelhaare höherer Pflanzen mit den Bodentheilchen fest verwachsen. Stämmchen und Blattschläuche zeigen diese Reaktion gegen Berührungsreize nicht." Dagegen scheint bei dieser Siphonee die morphologische Differenzirung der Organe viel weniger ausgeprägt zu sein als bei unserer Antennularia, denn nach Noll kann man „bei Betrachtung eines einzelnen Organs derselben sehr leicht im Zweifel sein, ob das vorliegende Bruchstück von einer Wurzel, einem Stämmchen oder Blattschlauche stammt"; bei einer normalen Antennularia dürfte es leicht sein, Bruchstücke der entsprechenden Organe zu diagnostiziren. Legt man eine solche Bryopsis horizontal auf den Boden, „so erhebt sich das fortwachsende Stämmchen an seiner Spitze, die Blattfiederchen wachsen unter ihrem Grenzwinkel wieder schräg aufwärts und die Wurzelschläuche abwärts in den finsteren Boden"). Noll versuchte nun, „ob aus der Stammspitze eine Wurzel, aus den Wurzelschläuchen eine Stammspitze zu erzielen sei." Er hing die Pflänzchen, deren Wurzel meist abgeschnitten wurde, in Glasröhren verkehrt, d. h. mit der Spitze nach unten auf. Als nach einiger Zeit der Versuch beendet wurde, war bei einer Anzahl der Pflanzen „die Spitze stark weitergewachsen, aber sie war abwärts in den Sand hinein verlängert, mit den Sandkörnern innig verwachsen und gekrümmt, kurz in einen charakteristischen Wurzelschlauch umgewandelt. Auch die wenigen paarigen Blattfiederchen, die

---

[1]) F. Noll, Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. III. Leipzig 1888.

noch gebildet worden waren, waren zu Wurzeln ausgewachsen. Eine andere Zahl der Versuchsobjekte zeigte diese Umwandlung nicht, vielmehr war bei denselben der Gipfeltheil in scharfem Bogen aufwärts gekrümmt und in seine normale Richtung zurückgekehrt; er war Stamm geblieben.“ In Bezug auf diesen letzteren Umstand verhält sich die Antennularia wesentlich anders: Wenn man die Spitze nach unten richtet, so giebt sie sofort ihr Wachsthum als Spross auf; niemals krümmt sie sich in diesem Falle in ihre alte Richtung zurück und weiteres Wachsthum kann jetzt nur mehr in der Weise stattfinden, dass die Spitze als Wurzel weiterwächst. Am oberen basalen Schnittende entstand in Noll's Versuchen ein aufwärts wachsender Schlauch, der in einigen Fällen schon beginnende Fiederbildung zeigte. Nach Noll ist in diesen Versuchen das Licht der wesentliche, die Organbildung beherrschende Umstand.

III.

Ueber künstliche Herstellung einer Varietät von Antennularia antennina.

Der Haupt-Stamm der Antennularia antennina ist unverzweigt. Ich habe unter den Hunderten von Exemplaren, die mir in Neapel durch die Hand gingen, kein einziges gefunden, das von dieser Regel abgewichen wäre. Wenn nun ein Stück aus dem Stamm einer Antennularia antennina herausgeschnitten wurde, und an diesem durch Regeneration oder Heteromorphose ein neuer Stamm sich bildete, so hatte der neugebildete Stamm unter den gewöhnlichen Umständen dasselbe Charakteristikum wie das alte: er wuchs empor ohne sich je zu theilen.

Unter besonderen äusseren Bedingungen jedoch wurde ein ganz anderer Stamm neugebildet; es wuchs zunächst an einem Schnittende ein kleiner Stamm kerzengerade und vertikal aufwärts, aus dem aber alsbald seitlich ein neuer Spross von der Dicke des Hauptstammes hervorwuchs, der sich aufwärts krümmte. Indem nun fort und fort aus jedem Zweig nach kurzem Wachsthum neue Zweige seitlich hervorbrachen, die schliesslich nicht mehr genau vertikal aufwärts wuchsen, entstanden weitverzweigte niedrige und breite Formen. In Fig. 12 der Tafel findet der Leser drei solcher Formen in getreuer Abbildung, aber ein wenig vergrössert. Sie sind alle an vollkommen oder nahezu horizontal liegenden Stämmen entstanden,

zwei am apikalen, eine am basalen Schnittende. Fiedern wurden nicht gebildet.

H. Driesch giebt an, dass es ein Merkmal zur Unterscheidung der Species sei, ob der Hauptstamm verzweigt oder unverzweigt sei. Bei den drei von ihm untersuchten Antennularia-Species, A. antennina, A. tetrasticha und A. ramosa, sind die Verzweigungsverhältnisse des Hauptstammes in folgender Weise verschieden: „A. antennina ist wohl nie und A. tetrasticha sehr selten verzweigt (d. h. bildet neue Hauptstämme), A. ramosa fast stets“[1]).

Es handelt sich also in den hier erwähnten Fällen darum, dass am Stamm von Anteunularia antennina Neubildungen entstanden, die wie es scheint, ein Speciesmerkmal von Antennularia ramosa haben.

Ich habe den weiteren Versuch gemacht, ob Stücke der alten Stämme, die unter abnormen Bedingungen Varietäten hervorbrachten, in die gewöhnlichen Bedingungen zurückgebracht, unverzweigte oder verzweigte Antenninastämme bilden würden; sie bildeten hier nur unverzweigte Antenninastämme.

Aber auch unter den abnormen Bedingungen traten nicht an allen Stämmen die Verzweigungen ein; das war nur bei einem Theil der Exemplare der Fall.

Ich kann auf die Bedingungen dieser abnormen Bildungen noch nicht eingehen, da ich die Versuche fortsetzen muss.

1) H. Driesch, Tektonische Studien an Hydroidpolypen. Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft. XXV. Bd. N. F. XVIII.

IV.

Ueber die inneren Ursachen der Organbildung bei Tubularia mesembryanthemum.

1. Bei den meisten Thieren, bei denen man Versuche über Organbildung anstellt, entsteht nach unseren bisherigen Erfahrungen an einer bestimmt orientirten Schnittstelle auch unter allen Bedingungen immer nur ein bestimmtes Organ in bestimmter Orientirung. Wenn man einer Eidechse oder einem Salamander den Schwanz abschneidet, so entsteht an der Schnittstelle des Körpers unter den gewöhnlichen Bedingungen nur ein Schwanz, kein Kopf, und ein Krebs bildet an der Stelle der verlorenen Scheere eben auch nur eine Scheere und nichts anderes. Es lässt sich auch nicht sagen, dass nur die höheren Thiere organoplastischen Versuchen gegenüber so spröde seien; Hydra verhält sich, wie aus allen im Laufe von 150 Jahren an ihr angestellten Versuchen hervorgeht, nicht anders; ja sogar bei Infusorien hat Nussbaum eine solche Abhängigkeit der Neubildung von der Orientirung des Schnittrandes gefunden[1]). Auch in der Pflanzenphysiologie sind die Fälle, in denen eine vollständige Beherrschung der Organbildung durch äussere Kräfte bisher möglich war, noch zu zählen; die Mehrzahl der Versuche führte auch hier zu dem Ergebniss, dass innere uns

1) M. Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 26 und 29.

einstweilen unbekannte Umstände den Ort der Organbildung wesentlich bestimmen. Wollen wir auch dieser inneren Umstände bei Thieren Herr werden, so müssen wir versuchen, uns auf experimentellem Wege weitere Aufschlüsse über dieselbe zu verschaffen. Um dem Leser eine deutlichere Vorstellung darüber zu geben, welche Bewandtniss es mit diesen inneren Ursachen der Organbildung bei Thieren hat, will ich an meine im ersten Heft der Untersuchungen mitgetheilten Versuche an Cerianthus membranaceus, einer Actinie, erinnern [1]). Bei Cerianthus ist der orale Pol a morphologisch deutlich vom aboralen Pole b (Figur 4 im Text) verschieden. Um kurz sein zu können, wollen wir hier von diesen Unterschieden nur den berühren, dass am oralen Pol a Tentakel stehen. Schneiden wir nun ein rechteckiges Stück c d e f aus dem Körper der Actinie heraus, so bilden sich nur an einem der vier Schnittränder Tentakel, nämlich an dem oralen Schnittrand e f. Hieraus sowie aus anderen ähnlichen Versuchen — die man im Original nachlesen möge — folgt, dass der Ort der Tentakelbildung bei einem Bruchstück von Cerianthus bestimmt ist durch die Orientirung, welche das Bruchstück im unversehrten Thier inne hatte; wie ja auch an jedem Bruchstück eines zertrümmerten Magneten die Lage der Pole bestimmt ist durch die Orientirung, welche das Bruchstück im unversehrten Magneten einnahm. Nach dieser übrigens nicht weiter gehenden Analogie hat man auch neuerdings noch in Bezug auf Organbildung bei Thieren von „Polarität" gesprochen und danach würde Cerianthus ein typisches „polarisirtes" Thier sein.

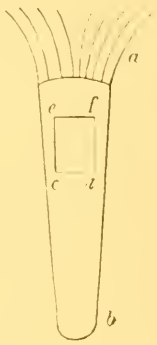

Fig. 4.

Cerianthus ist nun für Versuche über die Ursachen der „Polarität" ungünstig; bessere Bedingungen bietet hierfür ein Hydroidpolyp, Tubularia mesembryanthemum [2]). Derselbe läuft

[1]) S. 41.

[2]) Vergl. „Untersuchungen" Heft I, S. 11 u. ff.

an seinem aboralen Ende in eine Wurzel, an seinem oralen Ende in einen Polypen aus. Schneidet man nun ein Stück aus dem Stamm heraus und lässt beide Schnittenden von Wasser frei umspülen, so tritt, wie ich schon früher gezeigt habe, Heteromorphose ein: an beiden Schnittenden entsteht ein Polyp und man erhält so ein biorales Thier. Aber in einem Punkt unterscheidet sich die Polypenbildung an den beiden Polen doch: sie tritt am oralen Pol stets erheblich früher ein als am aboralen. Insofern dieser Umstand es noch ermöglicht zu bestimmen, welches Ende eines Bruchstücks aus dem Stamm das orale und welches das aborale war, kann man ihn noch als Ausdruck einer „Polarität" ansehen. Um die inneren Ursachen des zeitlichen Unterschieds in der Bildung des oralen und aboralen Polypen bei Tubularia handelt es sich nun in den folgenden Versuchen.

2. Den Ausgangspunkt für diese Versuche bildet J. Sachs, Theorie der Organbildung [1]). Sachs geht davon aus, „dass mit den Formverschiedenheiten der Organe materielle Substanzverschiedenheiten derselben verbunden sind," und dass wir „nach den in der gesammten Naturwissenschaft geltenden Prinzipien annehmen müssen, dass aus diesen jene kausal abzuleiten sind". (S. 425.) „Wir werden ebensoviele specifische Bildungsstoffe annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind." Die spezifischen organbildenden Substanzen werden durch äussere Einflüsse, speziell durch die Schwere und das Licht „in der Art affizirt, dass dadurch in gewissen Fällen die räumliche Anordnung verschiedener Organe bestimmt wird." Die monströse Entstehung eines Organs an einer Stelle, wo normal ein anderes Organ entsteht — also den von uns als Heteromorphose bezeichneten Fall — erklärt Sachs so, dass die specifischen Substanzen des normalen Organs an der typischen Stelle fehlten und dafür die specifischen Bildungsstoffe eines anderen Organs dahin gelangten. (S. 464.)

1) J. Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. II. Bd. Leipzig 1882. S. 452 u. ff. u. S. 689 u. ff.

Sachs giebt auch zum erstenmale eine Erklärung für die Thatsache, dass an abgeschnittenen Pflanzentheilen überhaupt Regeneration von Wurzeln und Sprossen eintritt. „Wie kommt es, dass blosse Abtrennung eines Stückes Neubildung von Organen an Orten hervorruft, wo sie ohne diese Abtrennung oder ohne andere störende Einflüsse niemals eintreten würde?“ (S. 470.) Die Antwort lautet: „Ich nehme an, dass, so lange eine grünblättrige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachsthum begriffen ist, die specifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilirenden Blättern aus dem am unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzelsystem zufliessen, während die sprossbildenden Stoffe ebenso nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen. Wird nun ein Stück des Stammes oder der Wurzel abgeschnitten, so ist durch die Schnittflächen selbst ein Hinderniss für die weitere Bewegung gegeben, die darin enthaltenen specifischen Bildungsstoffe werden sich in entsprechender Weise gerade in der Nähe der beiden Schnittflächen ansammeln, die wurzelbildenden am bisherigen Unterende, die sprossbildenden am bisherigen Oberende des Stückes, und da sie gehindert sind weiter zu fliessen, was in der unverletzten Pflanze stattfinden würde, so treten sie in Form von Wurzeln und Sprossen an den entsprechenden Enden hervor. An einem abgeschnittenen regenerationsfähigen Blatt werden beiderlei organbildende Substanzen nach dem basalen Ende hin in Bewegung sein, um dem Stamm zuzufliessen; durch die Schnittfläche aufgehalten, werden sie sich an dieser anhäufen und hier gleichzeitig Knospen und Wurzeln bilden“. (S. 470.) Endlich diene noch zur Vervollständigung, dass „die verschiedenen Bildungsstoffe in begrenzten Quantitäten erzeugt werden.“ (S. 468.)

Wir nehmen also dieser Theorie entsprechend an, dass im Stamm der Tubularia specifische polypenbildende Substanzen vorhanden sind, die sich an beiden Schnittenden anhäufen und hier Polypenbildung hervorrufen. Diese Substanzen müssen jedoch ceteris paribus schneller oder zuerst in hinreichender Menge am oralen Schnittende sich anhäufen, bevor sie an das aborale

Schnittende gelangen können und die Ursache dieses Unterschiedes ist durch den Versuch aufzufinden.

3. Es wäre zunächst denkbar, dass die specifischen zur Polypenbildung nöthigen Substanzen von vornherein in grösserer Menge am oralen als am aboralen Ende eines Tubularienstammes angehäuft seien, und dass deshalb der Polyp am oralen Ende früher gebildet wird, als am aboralen. Ich schnitt deshalb Tubulariastämmen die Wurzel und den Polypen ab und halbirte das übrig bleibende Stück a b (Fig. 5 im Text) durch einen queren Schnitt zwischen c und d. Alle vier Schnittenden waren von Wasser umspült. Wäre nun die zur Polypenbildung nöthige Substanz in grösserer Quantität in der oralen Hälfte a c als im aboralen Stück b d vorhanden gewesen, so hätte das erstere Stück früher Polypen bilden müssen. Beide Stücke jedoch bildeten ziemlich gleichzeitig Polypen, aber beide zuerst an ihren oralen Schnittenden a und d, während die Polypen bei c und b erheblich später gebildet wurden. Ich habe den Versuch schon im ersten Heft der „Untersuchungen" beschrieben; bei meinem letzten Aufenthalt in Neapel habe ich ihn wiederholt und dabei in einem Falle gefunden, dass die Polypen bei a in etwa 24 Stunden früher gebildet wurden als bei d. Aber diese Differenz ist zu klein, um in allen Fällen die zeitliche Differenz zwischen der Polypenbildung am oralen und aboralen Ende zu erklären, die nicht selten sogar eine oder mehrere Wochen beträgt.

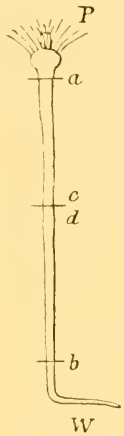

Fig. 5.

4. Es wäre noch eine andere Möglichkeit denkbar. Die zur Polypenbildung nöthigen Substanzen werden im Stamm der Tubularie gebildet und nach beiden Richtungen hin bewegt, aber die Bewegung erfolgt zuerst oder leichter in der Richtung von der Wurzel zum oralen Pol (aufrecht) als in der umgekehrten Richtung. Wenn diese Annahme richtig wäre, so müsste, wenn wir wieder wie vorhin den Stamm a b halbiren, am oralen Schnittende d des aboralen Stückes b d der Polyp deutlich

früher gebildet werden als am aboralen Ende c des oralen Stückes a c, weil im ersteren Falle die Polypen bildenden Substanzen sich in der Richtung von der Wurzel zum Polyp (aufrecht), im zweiten Falle aber umgekehrt zu bewegen haben.

Ich wählte aus einer frischen Kolonie acht kräftige Exemplare aus, schnitt Wurzel und Polypen ab und halbirte die übrig bleibenden Stücke a b durch einen Querschnitt zwischen c und d. Die Hälften a c wurden verkehrt, die Stücke b d aufrecht in vertikal stehende enge Glasröhrchen gesteckt, so dass nur die Enden c und d frei von Wasser umspült waren und Polypen bilden konnten. Nach 3 Tagen waren an den d-Enden zwei Polypen gebildet, am folgenden Tage hatten alle d-Enden Polypen. An diesem Tage erst begann an den c-Enden die Polypenbildung bei zwei Exemplaren; erst vier Tage später war die Regeneration bei allen beendet.

In einem zweiten Versuche hatte ich neun Tubulariastämme dem Versuch unterworfen. Bereits nach drei Tagen hatten alle d-Enden Polypen, während nur erst an zwei c-Enden Regeneration erfolgt war; erst drei Tage später war auch hier bei allen Exemplaren Regeneration eingetreten. Auch in anderen Versuchen fiel der Unterschied in dem gleichen Sinne aus. Dass hierbei die Orientierung des Tubulariastammes gegen den Schwerpunkt der Erde keinen Einfluss hat, habe ich schon im vorigen Heft erwähnt und auch diesmal durch besondere Kontrollversuche wieder konstatirt. Ich habe im ersten Heft der Untersuchungen vermuthet, dass die Neubildung am oralen Pol deshalb vielleicht rascher erfolgt, weil meist eine erhebliche Lumendifferenz zwischen diesen beiden Enden besteht. Die vorhin angeführten Versuche zeigen, dass diese Vermuthung irrig war; an demselben Querschnitt ist keine Lumendifferenz vorhanden und doch erfolgt an dem einen Schnittende die Regeneration konstant erheblich früher als am anderen Ende.

5. Sind die Tubularia-Stämme, die dem Versuch unterworfen werden, sehr turgescent und mit viel Pigment versehen, so kann die Frist, die zwischen der Bildung des oralen und aboralen Polyps verstreicht, relativ gering sein und nur wenige Tage

betragen. Allein man trifft sehr häufig Kolonien blass aussehender Tubularien, die zwar am oralen Pol den Polypen in normaler Frist bilden, bei denen aber der aborale Polyp erst eine oder mehrere Wochen später entsteht. Mit solchen Thieren stellte ich folgenden Versuch an. Ich steckte acht Thiere (I) einer Kolonie vertikal aber verkehrt, d. h. mit dem oralen Ende in den Sand, um an diesem Ende die Polypenbildung zu unterdrücken. Gleichzeitig befestigte ich sieben andere Thiere (II) derselben Kolonie ebenfalls vertikal und verkehrt — aber so, dass beide Enden von Seewasser frei umspült waren. Diese Thiere mussten an beiden Schnittenden Polypen bilden. Alle Thiere befanden sich in demselben Aquarium und hatten also auch die gleiche Temperatur. Zuerst und zwar nach drei Tagen entstanden einige neue Polypen an den oralen Polen der an beiden Enden von Wasser umspülten Tubularien (II), und — am nächsten Tage hatten alle diese oralen Schnittenden neue Polypen gebildet. An demselben Tage aber war auch bei fünf Thieren der anderen Gruppe I, — am aboralen Schnittende, der Polyp gebildet und am nächsten Tage war bei allen Thieren dieser Gruppe die Regeneration vollendet. In der Abtheilung II dagegen, wo die Thiere am oralen Pol Polypen gebildet hatten, trat erst fünf Tage später die erste Regeneration an den aboralen Schnittenden ein und erst nach weiteren 6 Tagen war hier die Polypenbildung vollendet. Die Polypenbildung am aboralen Pol war also um elf Tage früher bei den Thieren der Gruppe I vollendet, bei denen die Polypenbildung am oralen Pol unterdrückt war, als bei den Thieren der Gruppe II, bei denen die Polypenbildung am oralen Pol stattfand. Durch Hemmung der Polypenbildung am oralen Ende kann man also die Polypenbildung am aboralen Ende beschleunigen. Ich habe diesen Versuch etwa zehnmal mit dem gleichen Erfolge wiederholt; meist war die Verzögerung, welche die Polypenbildung am aboralen Ende durch die Polypenbildung am oralen Ende erfuhr, noch grösser. Dieser leicht zu wiederholende und nach meinen Erfahrungen sehr sichere Versuch lässt sich im Sinne der Theorie von Sachs so deuten, dass die

specifischen Polypen bildenden Substanzen im Tubulariastamm im Augenblick der Durchschneidung in beschränkter, nur zur Bildung eines einzigen Polypen ausreichender Quantität vorhanden sind und dass sie bei gleichen äusseren Bedingungen an beiden Polen zunächst an das orale Schnittende gelangen; dass sie jedoch, wenn man hier die Polypenbildung unmöglich macht, an das andere Ende wandern[1]). Hemmt man dagegen die Polypenbildung am oralen Ende nicht, so kann am aboralen Ende ein Polyp sich erst dann bilden, wenn im Stamm eine hinreichende Menge der Polypen bildenden Substanz neu entstanden ist.

6. Es fragt sich nun, ob sich in der That im Stamm der Tubularia beobachten lässt, dass solche Stoffwanderungen nach dem Schnittende hin der Neubildung eines Polypen voraufgehen. Betrachtet man einen Tubulariastamm unmittelbar nachdem man den Polypen abgeschnitten hat, so findet man im Stamm ziemlich gleichmässig zerstreut einzelne geformte röthliche Pigmentkörnchen. Am nächsten Tage findet man eine um so stärkere Anhäufung dieser Körner, je mehr man sich der Schnittstelle nähert, und nach zwei bis drei Tagen liegen sie hier oft in solcher Zahl, dass das Schnittende gesättigt roth aussieht. Kurz darauf bildet sich der Polyp, der die rothen Pigmentkörnchen in sich aufnimmt. Das gleiche geschieht bei der Bildung des Polypen am aboralen Ende. Nun will ich natürlich nicht behaupten, dass diese Pigmentkörnchen die specifischen polypenbildenden Substanzen im Sinne der Sachsschen Hypothese seien. Vielmehr ist anzunehmen, dass, da den Pigmentkörnchen keine aktive Beweglichkeit zukommt, Bewegungen im Tubulariastamm möglicherweise im Protoplasma desselben stattfinden, zuerst in der Richtung vom aboralen Ende zum oralen, später, wenn der orale Polyp sich gebildet hat, in umgekehrter Richtung. Es wäre auch denkbar, dass in manchen

1) Es wäre möglich, dass auch in manchen Fällen kompensatorischer Hypertrophie, z. B. der Hoden, specifische organbildende Substanzen eine ähnliche Rolle spielen.

Fällen, in welchen äussere Reizursachen einen Einfluss auf die Organbildung gewinnen, dieser Einfluss sei es in der Hervorrufung, sei es in der Modifikation solcher Strömungen besteht. Eine Verschiebung des Protoplasmas in der Pflanze unter dem Einfluss äusserer Reizursachen ist ja von Wortmann direkt beobachtet [1]). Jedenfalls zeigt die thatsächlich zu beobachtende Wanderung der Pigmentkörnchen nach den Schnittenden hin und der Zusammenhang dieser Wanderung mit der Polypenbildung, dass es immerhin berechtigt ist, die Organbildung bei Tubularia — und auch bei anderen Thieren — mit einer solchen Substanzwanderung in Verbindung zu bringen.

7. Wir werden uns also einstweilen vorstellen dürfen, dass eine Heteromorphose dann zu Stande kommen kann, wenn die specifischen organbildenden Stoffe nach verschiedenen Richtungen im Thierkörper wandern können, während im Falle von „Polarität" es sich darum handelt, dass diese Wanderung nur in einer einzigen Richtung möglich ist. Wenn bei Tubularia zwar Heteromorphose eintritt, der orale Polyp aber früher sich bildet als der aborale, so würde das daran liegen, dass die zur Polypenbildung nöthigen Stoffe zwar in beiden Richtungen im Tubulariastamm sich bewegen können, aber dass diese Bewegung zuerst erfolgt in der Richtung von der Wurzel zum Polyp und in dieser Richtung auch überhaupt schneller vor sich geht, als in umgekehrter Richtung.

8. Ich will zum Schluss noch erwähnen, dass in einem ganz bestimmten Falle der Polyp am aboralen Ende gelegentlich einmal früher sich bilden kann als am oralen, auch wenn beide Schnittenden gleichen Bedingungen unterworfen sind. Das kann geschehen, wenn die Polypenbildung durch äussere Umstände sehr verzögert oder nahezu unmöglich ist. Nach meinen früheren Beobachtungen kann das auch eintreten, wenn die dem Versuche unterworfenen Stücke des Tubulariastammes sehr klein waren.

[1]) Wortmann, Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Bot. Zeitung 1887.

V.

Ueber Reizbarkeit und Organbildung bei Tubularia.

Wir sahen, dass derjenige physikalische Umstand, der die räumliche Orientirung der Antennularia bestimmt, auch auf den Ort der Organbildung von Einfluss ist; der gleiche Zusammenhang zwischen Reizbarkeit und Organbildung besteht auch bei Tubularien. Tubularia mesembryanthemum ist weder heliotropisch noch geotropisch reizbar; Licht und Schwerkraft haben bei ihr auch keinen Einfluss auf die Entstehung von Neubildungen. Dagegen habe ich gefunden, dass das Thier sehr ausgesprochen stereotropisch reizbar ist, d. h., dass die Orientirung seiner Organe sehr deutlich durch den Kontakt mit der Oberfläche fester Körper beeinflusst wird. Die Tubularienwurzel ist positiv stereotropisch, d. h. in Kontakt mit der Oberfläche fester Körper gebracht, heftet sie sich hier an und wächst an der Oberfläche weiter; vielleicht kommt es durch die geringe Reibung zur Ausscheidung einer Substanz, welche das Anheften bedingt. Der Polyp dagegen ist negativ stereotropisch. In Kontakt mit einem festen Körper gebracht, wendet er sich von demselben fort, bis er wieder allseitig von Wasser umspült ist, und der Stamm wächst dann in der durch die Orientirung des Polypen bestimmten Richtung weiter. Dieselbe Reizursache nun, welche für die räumliche Orientirung der Tubularie von Bedeutung ist, ist auch von Bedeutung

für die Organbildung dieses Thieres. Es ist nämlich möglich, die Organbildung bei Tubularia durch Kontaktreize so weit zu beherrschen, dass wir mit Hilfe dieser Reize bis zu einem hohen Grade darüber entscheiden können, ob am aboralen Schnittende einer Tubularia eine Wurzel oder ein Polyp entsteht. Lassen wir das aborale Ende eines Stückes aus dem Stamm der Tubularia allseitig von Wasser umspülen, so dass es keine Reibung an der Oberfläche fester Körper erfährt, so bildet sich an demselben fast ohne Ausnahme ein Polyp statt einer Wurzel; es tritt eine Heteromorphose statt der Regeneration ein. Bringen wir dagegen das Ende in dauernden Kontakt mit der Oberfläche eines festen Körpers, legen wir den Stamm beispielweise auf den Boden eines Gefässes, so bildet sich sehr häufig eine Wurzel. Es ist dazu aber nöthig, dass das Gefäss ruhig stehen bleibt, dass dauernd dieselbe Seite des Stammes mit der Oberfläche des festen Körpers in Kontakt bleibt, weil es sonst nicht zur Anheftung kommt. Unterbleibt aber die Anheftung, so bildet sich alsbald der Polyp, wie ja auch an der Spitze einer vom Boden losgelösten Tubularienwurzel, sobald man sie von Wasser allseitig umspülen lässt, ein Polyp entsteht. Selbstverständlich müssen in all diesen Fällen die allgemeinen Wachsthumsbedingungen erfüllt sein, die wir später noch besonders besprechen werden. Nur einmal habe ich in Hunderten von Einzelbeobachtungen gefunden, dass eine Wurzel ohne jeden Kontakt mit einem festen Körper weiterwuchs. Aber hier war ein Nebenumstand im Spiel, durch welchen dieser Fall der Regel sich doch unterordnet. Ich hatte ein Stück aus dem Stamm einer Tubularia auf den Boden eines Glasgefässes gelegt und am aboralen Ende war eine Wurzel entstanden die sich am Boden anheftete. Fast gleichzeitig mit ihr entstand eine zweite Wurzel, die etwas aufwärts gekrümmt war, und die nun ohne den Kontakt mit einem festen Körper als Wurzel weiterwuchs. Die Ausnahme ist wohl nur eine scheinbare gewesen, es handelte sich, wie ich mir vorstelle, nur um Bifurkation einer durch den Kontaktreiz zur Entwicklung gebrachten Wurzel, wobei der eine Ast ohne Kontakt weiter wuchs. Dagegen ist

es mir auch diesmal nicht in einem einzigen Falle gelungen, am oralen Pol eine Wurzel entstehen zu lassen; es mag vielleicht sein, dass das auf dem von mir bisher versuchten Wege bei Tubularia unmöglich ist. Dass das nur eine besondere Eigenthümlichkeit der Tubularie ist, brauche ich angesichts der vorhin erwähnten Versuche an Antennularia und der im vorigen Heft erwähnten Versuche an Aglaophenia kaum mehr zu betonen.

Hat sich an einem Ende einer Tubularia eine Wurzel gebildet und ist dieselbe eine Zeit lang kräftig gewachsen, so tritt an ihrer Spitze nicht selten eine schwache Rothfärbung auf, die rasch zunimmt; an der Spitze der Wurzel bildet sich alsdann ein Polyp, der sich sofort vom Substrat fortkrümmt und fast senkrecht gegen dasselbe in die Höhe wächst. Man hat jetzt eine Kolonie von zwei Polypen, die durch eine gemeinsame Wurzel am Substrat haftet. Der Unterschied dieser Bildung von der heteromorphen Bildung der bioralen Tubularia ist der, dass letztere ein wesentliches erbliches Organ der Tubularia nicht besitzt, nämlich die Wurzel, an deren Stelle sie gleich einen Polypen gebildet hat.

VI.

Versuche über Organbildung bei Ciona intestinalis.

1. Die Thiere, bei denen ich bisher Heteromorphosen habe hervorbringen können, stehen im System sehr tief; es handelte sich immer um Hydroidpolypen. Man könnte denken, dass gerade diese einen „Thierstock" bildenden Thiere Ausnahmen sind und dass nur bei ihnen im Sinne der Sachs'schen Theorie eine Bewegung organbildender Substanzen in beiden Richtungen möglich sei. Unterstützt würde eine solche Anschauung noch durch die Thatsache, dass bei einer Reihe von Aktinien die „Polarität" sehr stark ausgesprochen ist und dass es mir hier trotz vieler Bemühungen nicht gelungen ist, Heteromorphosen zu erzielen. Der Umstand, dass ein solitärer Hydroidpolyp, nämlich Hydra, sich allem Anschein nach wie ein streng polarisirtes Thier verhält, könnte es noch wahrscheinlicher machen, dass die Heteromorphose nur eine Eigenthümlichkeit stockbildender Hydroidpolypen sei. Um hierüber Aufschluss zu gewinnen, stellte ich Versuche an Ciona intestinalis, einer solitären Ascidie an. Die Ascidien stehen bekanntlich im modernen System den Wirbelthieren am nächsten.

In Fig. 12 der Tafel findet der Leser die äussere Form einer (wahrscheinlich heliotropisch) gekrümmten Ciona intestinalis in natürlicher Grösse. *a* ist die orale Oeffnung, b die Auswurfsöffnung, c der Fuss, der wie die Wurzel bei den Hydroidpolypen das Thier an der Oberfläche fester Körper befestigt.

Am äusseren Rand beider Röhren sitzen eben noch makroskopisch sichtbare Ocellen (Fig. 14). Um die Bildung dieser Ocellen nun handelt es sich. Verhielte sich nämlich das Thier nach dem Typus von Cerianthus, einem ausgesprochen „polarisirten" Thier, so dürften, wenn wir einen seitlichen Einschnitt c b a, Fig. 6 im Text, in die Röhre machen, nur am unteren Schnittrand b c Ocellen entstehen, wie ja im gleichen Falle bei Cerianthus nur am unteren Schnittrande Tentakel entstehen. Das Gegentheil aber tritt bei Ciona ein: Nach kurzer Zeit entstehen an beiden Schnitträndern a b und b c Ocellen, die durch Punkte angedeutet sind. Das geschieht sowohl wenn man in die Mundröhre als auch wenn man in die Auswurfsröhre der Ascidie einschneidet. Fig. 14 der Tafel giebt die Abbildung eines solchen Falles; in der oralen Röhre bei a war ein Einschnitt erfolgt und etwa eine Woche später hatten sich an beiden Schnitträndern Ocellen gebildet. Der Fuss des Thieres ist in der Zeichnung weggelassen. Ciona intestinalis verhält sich also nicht wie Cerianthus, sondern mehr wie gewisse Hydroidpolypen, bei denen wir auch eine doppelsinnige Wanderung der organbildenden Stoffe annehmen müssen; es wird sich auch Niemand vorstellen, dass die allgemeinen Ursachen der Organbildung sich gerade nach der systematischen Stellung der Thiere richten.

Fig. 6.

2. Wir haben noch anzugeben, was weiter geschieht, nachdem die Ocellen an den Schnitträndern sich gebildet haben. Es beginnt ein gleichmässiges Längenwachsthum aller Elemente des Schnittrandes, und es sprosst so eine neue Röhre an der Schnittstelle hervor. Das Thier in Fig. 14 hatte vier Wochen später die in Figur 15 dargestellte Form angenommen; bei a war eine neue dritte Röhre entstanden. Dieselbe wuchs kontinuirlich weiter und erreichte nicht nur die Grösse der normalen Röhre, sondern wurde gewöhnlich länger als diese[1]). Macht

[1]) Ich hatte die im ersten Heft der Untersuchungen mitgetheilten Versuche Herrn Dr. P. Mingazzini in Neapel gezeigt. Nach meiner Abreise von Neapel

man gleichzeitig bei demselben Thiere an verschiedenen Stellen Einschnitte, so können gleichzeitig mehrere neue Röhren entstehen. Das Thier in Figur 16 der Tafel besitzt vier solcher Röhren.

stellte derselbe ähnliche Versuche an Ciona intestinalis an und fand auch, dass bei seitlichen Einschnitten in den Mantel der Ciona eine dritte Röhre gebildet wurde. Während ich mit dem Niederschreiben dieses zweiten Heftes beschäftigt bin, geht mir seine Publikation über diese Versuche zu. P. Mingazzini, Sulla rigenerazione nei Tunicati, Bolletino della Società di Naturalisti, Napoli 1891.

VII.

Ueber Exstirpation und Regeneration des Centralnervensystems bei Ciona intestinalis.

1. Viel merkwürdiger als die besprochene ist eine andere Regenerationserscheinung bei diesem Thiere, nämlich die des centralen Nervensystems. Ciona intestinalis bietet für derartige Versuche so günstige Verhältnisse wie kaum ein zweites Thier. Ihr Gehirn besteht aus einem schneeweissen Ganglion, das gewöhnlich etwas dicker ist als ein Stecknadelkopf und das im Scheitel des von den beiden Röhren a und b (Fig. 13) gebildeten Winkels bei d ganz nahe der Oberfläche sich befindet Der Mantel von Ciona ist in hohem Grade durchsichtig, so dass man mit der grössten Sicherheit das Ganglion entfernen kann, ohne im übrigen die Organe des Thieres wesentlich zu beschädigen. Die einzige Unbequemlichkeit bei dem Versuch besteht darin, dass das Thier bei der Berührung sich kontrahirt, und dass dann das Ganglion nicht mehr sichtbar bleibt. Ich vermied diesen Umstand durch folgendes Operationsverfahren. Die Wurzel der im Aquarium kultivirten Ciona wurde vorsichtig vom Substrat losgelöst, das Thier rasch aus dem Wasser genommen und auf eine dunkle Glasplatte gelegt. Dabei pflegte das Thier, so lange man es sonst nicht berührte, schlaff ausgestreckt zu bleiben. Ich führte dann die Spitze einer Scheere hinter dem Ganglion ein und trennte durch einen raschen Schnitt die Kontinuität zwischen dem Ganglion und

dem Fusstheil des Körpers. Dann ergriff ich, ohne die Scheere wieder herauszuziehen, mit einer Pincette das Ganglion, zog es hervor und trennte es durch einen zweiten Scheerenschnitt völlig ab.

Die Ascidie erträgt die Exstirpation des Centralorgans meist gut und bietet nach der Operation Erscheinungen, die man nach den allgemeinen Anschauungen der Thierphysiologie nicht erwarten sollte.

2. Die erste merkwürdige Erscheinung ist die, dass nach Exstirpation des Centralnervensystems die Reflexe bestehen bleiben. Da Ciona keine Lokomotionen ausführt, so beschränken sich die Reaktionen der unverletzten Ciona gegen äussere Reize auf einfaches Zusammenziehen und Wiederausstrecken des Körpers. Diese Zusammenziehung erfolgt durch ein hoch entwickeltes Muskelsystem. Wird das Aquarium leicht erschüttert, so zieht sich das Thier rasch zusammen, um sich gleich darauf, wenn alles ruhig bleibt, wieder auszustrecken. Eine derartige Zusammenziehung des ganzen Thiers erfolgt auch oft, wenn man vorsichtig mit der Spitze einer Nadel eine Stelle des Thieres berührt. Erfolgt die Berührung an der Spitze einer der beiden Röhren, so zieht sich oft nur diese zusammen. Man stellt sich in solchen Fällen vor, dass die äussere Reizursache eine Veränderung in den sensibeln Nervenenden hervorbringt, die sich bis zum Centralorgan fortpflanzt, hier einen motorischen Impuls auslöst, der die Muskeln zur Kontraktion bringt; soweit wäre die Vorstellung mit den Thatsachen nicht im Widerspruch. Aber man stellt sich gewöhnlich weiter vor, dass das Centralnervensystem zur Auslösung der Reflexvorgänge unerlässlich sei; und das ist bei Ciona intestinalis, wie die folgenden Versuche zeigen, nicht richtig. Hat man bei einer Ciona das Ganglion exstirpirt, so bleibt sie zunächst maximal kontrahirt. Nach einiger Zeit, im günstigsten Falle schon am nächsten Tage, streckt sie sich jedoch wieder aus. Lässt man jetzt vorsichtig einen Tropfen Wasser ins Bassin fallen, so zieht sich die ganze Ciona schnell wieder zusammen, wie ein Thier mit Centralnervensystem.

Hat man also eine normale und eine enthirnte Ciona in demselben Glase, so haben beide qualitativ die gleiche Reflexerregbarkeit; aber dennoch ist es möglich mit Sicherheit an der Reaktion die normale von der enthirnten Ascidie zu unterscheiden. Bei der letzteren ist die Reizschwelle viel höher als bei der ersteren. Ich bediente mich, um das festzustellen, eines Verfahrens, mit dem ich schon eine Reihe vergleichender Untersuchungen über die Reizbarkeit niederer Thiere ausgeführt habe, und das sich auch mit Vortheil beim Menschen anwenden lässt. Ich lasse mittelst einer Pipette einen Tropfen auf das zu reizende Organ fallen, das in einer bestimmten Höhe (die je nach den Umständen verschieden sein muss) unter dem Wasserspiegel liegt. Da nun bei Anwendung derselben Pipette das Gewicht des Tropfens stets nahezu das gleiche ist, so ist diejenige Fallhöhe des Tropfens, die eben noch eine Reaktion auszulösen vermag, ein bequemes Mass der Reizschwelle. Ich gebe im Folgenden die Fallhöhen an, in denen ein Tropfen eine Kontraktion der ganzen Ciona eben auszulösen vermochte. Das normale und das enthirnte Thier befanden sich in dem gleichen Glase und in gleicher Tiefe unter dem Niveau des Wassers. Unter a stehen die Fallhöhen beim normalen, unter b die des enthirnten Thiers. Die Werthe sollen nur zeigen, wie konstant der Unterschied der Reizschwelle beider Thiere dem Sinne nach ist, die absolute Grösse der Reizschwelle kann daraus nicht entnommen werden.

a	b
8 mm	65 mm
4 „	75 „
10 „	80 „
	80 „

Bei zwei anderen Versuchsthieren erhielt ich folgende Werthe:

a	b
6 mm	22 mm
8 „	20 „

Die Temperatur betrug 13° C.

Dieser Unterschied der Erregbarkeit kann darauf beruhen, dass die durch den fallenden Tropfen erzeugte Welle beim enthirnten Thier die motorischen Nerven oder Muskeln direkt erregt und dass hierfür die Reizschwelle höher liegt als für die Erregung der sensibeln Nervenenden.

3. Durch einen anderen Versuch lässt sich darthun, dass bei dem enthirnten Thier aber auch noch eine andere Art der Reizleitung bestehen muss, als beim normalen, wo sie wohl hauptsächlich durch die Nervenbahnen vor sich geht. Macht man nämlich vorsichtig einen Einschnitt in die Röhre einer enthirnten Ciona, so zieht sich nicht bloss die lädirte Stelle, sondern das ganze Thier zusammen, gerade wie wenn man den gleichen Eingriff bei einem sonst unversehrten Thier macht. Dasselbe geschieht auch, wenn man vorsichtig mit der Spitze einer Nadel einen Punkt des Mundrandes berührt. Ich stelle mir vor, dass durch den Einschnitt oder die Berührung die der Schnittstelle zunächst gelegenen motorischen Nerven oder Muskeln mechanisch gereizt werden, sich kontrahiren und dass die mit der Kontraktion dieser Elemente verknüpfte Erschütterung oder Zerrung die benachbarten Nervenstämme oder die benachbarten Muskeln reizt und letztere zur Kontraktion bringt. So kann eine Reizleitung ohne Centralnervensystem zu Stande kommen, deren Effekt der gleiche ist, wie wenn das Centralnervensystem erhalten wäre. Das Latenzstadium der Reizwirkung und die Dauer der Zusammenziehung des Körpers auf den Reiz sind beim normalen und enthirnten Thier so wenig verschieden, dass sie der blossen Beobachtung ohne Anwendung von Hilfsmitteln entgehen.

Was hier am ganzen Thier geschieht, tritt an einer beschränkten Stelle des Thieres ein, wenn man einen Regenwurm quer durchschneidet und beide Stücke aneinandernäht. Beide Stücke machen dann noch, wie Benedikt Friedländer gefunden hat, koordinirte Lokomotionsbewegungen [1]). Ich habe nach dem Vor-

1) Benedikt Friedländer, Ueber das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Centralblatt. Bd. VIII. 1889.

gange Friedländers ähnliche Versuche an Blutegeln angestellt und hier auch gelegentlich diese Erscheinung beobachten können.

Eine bis zu einem gewissen Grade ähnliche Beobachtung wie bei Ciona habe ich schon vor zwei Jahren bei Enthirnung von Thysanozoon Brocchii, einer Seeplanarie, gemacht, worauf ich aber hier nicht eingehen kann[1]).

4. Da ich den Eindruck gewonnen hatte, als sei Ciona heliotropisch reizbar, so beschloss ich zu versuchen, ob auch die ihres Centralnervensystems beraubte Ciona durch heliotropische Krümmungen auf Licht reagiren würde. Die Absicht meiner Versuche wurde durch ein unerwünschtes aber vielleicht interessanteres Ergebniss vereitelt. Im Laufe von vier Wochen hatten alle Thiere, (die nicht zu Grunde gegangen waren) ein neues Gehirn regenerirt. Ich habe den Versuch wiederholt angestellt, weil ich meinen ersten Beobachtungen nicht glauben wollte. Aber ich kann an der Richtigkeit der Thatsache nicht mehr zweifeln. Das Wachsthum des neuen Ganglions ist ein ziemlich rasches. Gelegentlich wurden statt eines grossen mehrere kleine Ganglien gebildet. Ich habe unter diesen Umständen die Frage, ob Ciona überhaupt heliotropisch reizbar ist, nicht weiter verfolgt.

Die Regeneration des ausgeschnittenen Gehirns von Ciona hat auch Dr. P. Mingazzini gefunden; derselbe vermuthet, dass das neue Ganglion wie beim Embryo vom Ectoderm gebildet werde.

[1]) Im Sinne des Darwinismus würde man wohl die Reaktion einer Ciona intestinalis gegen Berührung als Wirkung eines „schützenden Instinkts“ bezeichnen. Diese „schützenden Instinkte“ sollen, soweit ich ersehen kann, darin bestehen, dass dem Thier im Laufe der üblichen Millionen von Jahren besondere Einrichtungen des Gehirns „angezüchtet“ sind, die sich nunmehr von einer Generation auf die nächste vererben. Diese erblichen „Instinkte“ können aber bei Ciona nicht wohl in einer besonderen erblich gewordenen Einrichtung des Gehirns ihren Grund haben, da sie ja nach Exstirpation dieses Gehirns weiter bestehen.

VIII.

Ueber die Abhängigkeit der Regeneration bei Tubularia von der Konzentration des Seewassers.

1. Nachdem wir gesehen haben, dass und wie es möglich ist, die erbliche Form eines Thieres in der Weise zu verändern, dass wir an Stelle eines Organes ein anderes wachsen lassen, wollen wir nunmehr zur Schilderung von Versuchen über die allgemeinen physiologischen Bedingungen der Regeneration und des Wachsthums bei Thieren übergehen. Diese Versuche konnten wie die voraufgehenden nur mit den einfachsten Hilfsmitteln angestellt werden und waren, als ich sie abbrechen musste, nicht alle abgeschlossen. Da ich sie aber nur an der See weiterführen könnte, so will ich dasjenige davon hier mittheilen, was bis zu einem gewissen Abschluss gebracht ist.

Wenn wir bei einer Tubularie den Polyp abschneiden, so wird ein neuer Polyp regenerirt. Welche allgemeinen physiologischen Bedingungen müssen erfüllt sein, damit der Vorgang eintritt? Und zweitens, sobald der Polyp gebildet ist, beginnt der Stamm zu wachsen; welche Umstände sind auf den Ablauf dieser Erscheinung von Einfluss? Auf diese Fragen vornehmlich sollen die folgenden Versuche eine Antwort geben.

Ich will zunächst zeigen, wie die Wasseraufnahme die Regeneration beeinflusst. Es ist dem Leser bekannt, dass das lebende Protoplosma der Pflanzenzelle in osmotischer Hinsicht dadurch ausgezeichnet ist, dass es wohl Wasser aber viele der

darin gelösten Substanzen schwer oder gar nicht durchlässt. Es ist kein Grund anzunehmen, dass das thierische Protoplosma sich darin anders verhalte als das pflanzliche. Bringt man einen Tubulariastamm aus reinem Seewasser in solches, welches durch Zusatz von destillirtem Wasser verdünnt ist, so muss in die Zellen mehr Wasser eindringen, und diese müssen dadurch zunächst turgescenter werden. Bringen wir dagegen die Tubularie in Seewasser, dessen Konzentration durch Verdunstung erhöht ist, so muss die Wasseraufnahme der Tubularie zunächst unter die Norm sinken oder es muss schliesslich Wasser aus der Zelle in die Lösung eintreten. Die folgenden Versuche geben nun Aufschluss darüber, wie Aenderungen der Konzentration des Seewassers die Regeneration beeinflussen. — Die Temperatur betrug in allen Versuchen zwischen 12^0 und 15^0 und war für alle Thiere einer Versuchsreihe stets identisch. Ebenso war die Zahl der Versuchsthiere in den einzelnen Gläsern derselben Versuchsreihe nahezu gleich; jedes Glas enthielt 300 ccm Seewasser.

2. Ich vertheilte eine grössere Zahl von kräftigen und frischen Stämmen derselben Tubularienkolonie in drei Salzlösungen; die erste bestand aus Seewasser, dem $33^1/_3\,\%$ seines Volumens destillirtes Wasser zugesetzt war, die zweite bestand aus normalem Seewasser, die dritte aus Seewasser, das auf $75\,\%$ seines Volumens eingedampft war. Um alle Bedingungen bis auf die Konzentration gleich zu haben, waren auch die beiden ersten Lösungen bis zum Siedepunkt erhitzt, später filtrirt und, wie die dritte, längere Zeit mit Luft geschüttelt worden. Nach zwei Tagen bereits hatten in dem verdünnten Seewasser 9 von 12 Stämmen den verlorenen Polypen neugebildet, im normalen Seewasser war erst bei 6 von 16 Stämmen die Regeneration erfolgt, im konzentrirten Seewasser war bei keinem einzigen Stamm die Neubildung eingetreten. Nach weiteren sechs Stunden war bei allen Tubularien in der verdünnten Lösung die Regeneration vollendet, am folgenden Tage war das auch im normalen Seewasser der Fall. Drei Tage später trat an der Schnittwunde eines Thieres in der konzentrirten Salzlösung eine Veränderung

ein, die wie beginnende Regeneration aussah, aber dabei blieb es. Ich vertheilte nun das konzentrirte Seewasser und die darin enthaltenen Thiere in zwei Gläser und setzte in dem einen Glas so viel destillirtes Wasser zu, dass die Lösung wieder die Konzentration des normalen Seewassers hatte. In diesem Glase regenerirten nun nach einigen Tagen alle Thiere in ganz normaler Weise, in dem anderen kam es überhaupt zu keiner Regeneration. Ich habe den gleichen Versuch mehrere Male mit dem gleichen Erfolg wiederholt. Während also eine mässige Herabsetzung der Konzentration des Seewassers (um $33^1/_3$ %) die Regeneration nicht nur nicht verzögert, sondern eher beschleunigt, genügt eine Erhöhung der Konzentration um den gleichen Betrag schon, um die Regeneration völlig oder nahezu zu unterdrücken ohne im übrigen, wenn die Thiere nicht gar zu lange in der konzentrirten Lösung bleiben, die Regenerationsfähigkeit zu vernichten.

3. Um die Grenzen der Konzentration festzustellen, innerhalb deren Regeneration möglich ist, dampfte ich normales Seewasser auf 90 %, 80 %, 75 %, 70 %, 60 % und 50 % seines Volumens ein. Die Lösungen wurden filtrirt und längere Zeit mit Luft geschüttelt. In den ersten drei Lösungen trat Regeneration ein, in den drei letzten nicht mehr; in den drei ersten Lösungen erfolgte die Regeneration aber auch nicht etwa gleichzeitig, sondern um so langsamer, je konzentrirter die Lösung war. — Nach mehrtägigem Verweilen in der auf 70 % eingedampften Lösung hatten die Tubularien ihre Regenerationsfähigkeit nicht eingebüsst, in den stärkeren Lösungen hatte aber auch die Regenerationsfähigkeit gelitten; in normales Seewasser zurückgesetzt bildeten sie keinen Polypen mehr. Die Gewebe dieser Stämme hatten sich vielfach vom Periderm losgelöst und waren geschrumpft. — Setzte ich dagegen zu normalem Seewasser 50 % destillirtes Wasser zu, so war nicht einmal eine deutliche Verzögerung der Regeneration zu bemerken, erst bei Zusatz von über 100 % destillirtem Wasser hörte die Regeneration auf. Setzt man noch mehr destillirtes Wasser, etwa 200 %, zu dem Seewasser, so tritt eine sonderbare

Erscheinung ein: grosse Stücke des vom harten Periderm eingeschlossenen protoplasmatischen Inhalts treten aus der Tubularia aus, ohne ihre Form dabei einzubüssen. Sie sind von einer durchsichtigen Membran umschlossen, die sich möglicherweise auch erst im Kontakt mit Wasser bildet. Ich sah Stücke von 1—2 cm Länge auf diese Weise austreten.

4. Dass vermehrter Wassereintritt in die Gewebe, wenn er einen geringen Grad nicht überschreitet, die Regeneration eher fördert, dass aber der Wassereintritt, wenn er eine gewisse Grenze übersteigt, schädlich wirkt, könnte widerspruchsvoll erscheinen. Es ist aber eine ganz allgemeine und bekannte Erfahrung, dass Wasser, wenn es in zu grossen Quantitäten in die Zellen eindringt, giftig wirkt. Hoppe-Seyler führt darauf beispielsweise das Absterben erfrorener Pflanzen zurück, wenn dieselben zu rasch aufthauen, „indem beim Gefrieren das Wasser grösstentheils von den festen Stoffen getrennt, sich zu Krystallen aggregirt und beim schnellen Aufthauen die den Krystallen zunächst liegenden Theilchen der festen Bestandtheile in eine Ueberschwemmung von Wasser gerathen.“[1])

5. Die in stark verdünnter Lösung regenerirenden Stücke zeigen oft Veränderungen, die auf die starke Turgescenz der Gewebe in Folge der abnorm starken Wasseraufnahme hinweisen. Bevor der Polyp sich bildet entstehen am Schnittende kuglige Vorwölbungen; die neuen Polypen sind dicker und nähern sich viel mehr der Kugelform, als die normalen Polypen. In den stark konzentrirten Salzlösungen findet man die entgegengesetzten Erscheinungen: die Polypen bleiben winzig klein.

6. Ich will zum Schluss noch einige Zahlen über die Abhängigkeit der Regeneration von der Wasseraufnahme anführen. Um nicht Gesagtes dabei wiederholen zu müssen, will ich die Zahlen solchen Versuchen entlehnen, in welchen die Konzentration des Seewassers durch Zusatz von Kochsalz erhöht und durch Zusatz von Süsswasser (Serinowasser) verringert wurde. Nach Forchhammer beträgt der Salzgehalt des Mittel-

1) Hoppe-Seyler, Physiologische Chemie. Berlin 1877. S. 30.

meeres in der Nähe von Neapel etwa 3,8 %, wovon allein etwa 3 % auf Chlornatrium entfallen [1]). Die folgende Tabelle zeigt, wie mit wachsendem NaCl-Zusatz die Regeneration mehr und mehr gehemmt und schliesslich ganz unterdrückt wird. Die Zahlen der ersten horizontalen Reihe in der Tabelle geben an, wie viel Gramm NaCl zu je 100 ccm Seewasser zugesetzt wurden. In der ersten vertikalen Reihe findet der Leser das Datum, vom Tage der Einbringung der Tubularien in die Lösung gerechnet. Horizontal von jedem Datum steht die Zahl der bis dahin regenerirten Polypen. Die Stämme gehörten denselben Kolonien an und jede Lösung enthielt 12 Stämme.

Tabelle I.

Datum	Normales Seewasser	0,6 g NaCl	1,0 g NaCl	1,3 g NaCl	1,6 g NaCl
2.	4	1	0	0	0
3.	10	2	0	0	0
4.	10	8	0	0	0
5.	12	10	5	1	0
6.	12	11	6	1	0

Um die Tabelle nicht zu lang zu machen, will ich dann hinzufügen, dass in der konzentrirtesten Lösung von 1,6 g Chlornatriumzusatz zu je 100 ccm Seewasser überhaupt keine Regeneration eintrat. Schon bei einem Zusatz von 1 % NaCl wird die Verzögerung der Regeneration sehr deutlich und gewöhnlich regeneriren auch in einer solchen Lösung nicht mehr alle Thiere. Bei Wiederholung des Versuchs erhielt ich dieselben Ergebnisse.

Die Konzentration, in welcher keine Regeneration der Tubularia mehr stattfindet, wird also erreicht, wenn man 1,6 g NaCl zu 100 ccm Seewasser zufügt. Der Werth entspricht einer Konzentration, die durch Eindampfen von 100 ccm Seewasser auf 69 ccm erreicht wird, wenn wir den ganzen Salzgehalt als aus NaCl bestehend annehmen; wir hatten aber früher in der That auch gefunden, dass beim Eindampfen von

1) Roth, Allgemeine und chemische Geologie Bd. I. S. 524.

100 ccm Seewasser auf 70 ccm die Konzentrationsgrenze für die Regeneration bei Tubularia erreicht wird.

Eine zweite Tabelle giebt die Resultate eines Versuches, der den Unterschied zwischen dem Einfluss einer Erhöhung und einer Verminderung der Konzentration des Seewassers zum Ausdruck bringt. Jede Lösung enthielt 6 Thiere. Die Prozentangaben beziehen sich auf das Volumen des normalen Seewassers und zwar bedeutet + Zunahme, — Abnahme des Wassergehaltes derselben um die angegebene Zahl von Prozenten des ursprünglichen Volumens.

Tabelle II.

Datum	— 26%	— 21%	— 8%	Normales Seewasser	+ 60%	+ 50%	+ 70%	+ 100%
3.	0	1	2	4	4	1	0	0
4.	0	5	6	6	6	6	5	4
5.	3	6	6	6	6	6	6	6

Ich setzte die Beobachtung noch 14 Tage fort, ohne dass jedoch in der konzentrirtesten Lösung (— 21%) mehr als drei Thiere regenerirten.

7. Die gesammten Thatsachen dieses Kapitels lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass die Wasseraufnahme eine wesentliche Bedingung der Regeneration bei Tubularia (und wahrscheinlich bei allen Thieren) ist. Beschränkt man die Wasseraufnahme dadurch, dass man die Tubularien in konzentrirtes Seewasser bringt, so tritt bei schon geringer Konzentrationserhöhung eine Verzögerung und dann eine vollständige Hemmung der Regeneration ein. Die Regeneration wird aber nicht nur nicht gehemmt, sondern eher beschleunigt, wenn man die Tubularien in verdünntes Seewasser bringt. Erst wenn die Verdünnung eine gewisse Grenze übersteigt und eine Ueberschwemmung der Gewebe mit Wasser eintritt, tritt auch eine Verzögerung der Regeneration ein. Während eine Verringerung des Wassergehaltes des normalen Seewassers um 30% des ursprünglichen Volumens schon die Regeneration unmöglich macht, wird derselbe Effekt erst durch einen Süsswasserzusatz von etwa 125% erreicht.

IX.

Ueber die Abhängigkeit des Längenwachsthums bei Tubularia von der Konzentration des Seewassers.

1. In den modernen Lehrbüchern der Thierphysiologie wird man vergeblich nach einem Kapitel über Wachsthum suchen; es existirt kaum dem Namen nach. Untersuchungen über die physiologischen Bedingungen des Wachsthums sind soweit ich aus der Litteratur ersehen kann, an Thieren überhaupt ausserordentlich selten angestellt; was ich habe finden können, will ich hier zusammenstellen.

Die ältesten Untersuchungen über das Wachsthum thierischer Organismen hat wohl Bonnet, angeregt durch die Arbeiten von Hales, angestellt[1]). Er mass das Wachsthum bei Würmern. Die Wahl der Versuchsthiere ist für diesen Zweck so unglücklich wie möglich, da in Folge der Kontraktionen ihres Körpers ihre Länge fortwährend ungeheuren Schwankungen unterliegt. Bonnet mass mit dem Zirkel „la plus grande longeur du Ver" und legte diesen Werth seinen Schlüssen zu Grunde. Er zerschnitt einen Wurm in zwei, einen zweiten in vier, einen dritten in acht Theile u. s. w. und prüfte, ob das Wachsthum der Stücke verschieden sei. Seine Messungen ergaben „qu'il n'y a pas de

1) Charles Bonnet, Oeuvres d'histoire naturelle et de Philosophie. Tome I. Neuchâtel 1779 (Traité d'Insectologie) S. 193 u. ff.

différence considérable entre le progrès que font dans le même temps des moitiés et des quarts et ceux de huitièmes et de dixièmes" (S. 214), und ferner „que la dernière portion est celle de toutes qui, en temps égal, prend le moins d'accroissement, et après elle, celles qui la précèdent immédiatement." Es ist merkwürdig, dass die Versuche Bonnet's keinen Forscher anregten, derartige Untersuchungen an günstigeren Objekten und mit besserer Garantie der Genauigkeit zu wiederholen.

Ein zweites Mal sind Versuche über die Bedingungen des Längenwachsthums bei Thieren soviel ich sehen kann nur noch von Semper angestellt worden[1]). Semper ging von einem Gedanken aus, den H. Spencer in den Principles of Biology geäussert hat: All who have had experience of fishing in Highland lochs know that where the trout are numerous they are small and that where they are comparatively large they are comparatively few. Semper untersuchte nun den Einfluss der Wassermenge auf das Längenwachsthum von Lymnaeus stagnalis. Es wurde beispielsweise in einer Versuchsreihe in je 1500 ccm Wasser eine verschiedene Zahl von Lymnaeen derselben Brut gesetzt. Als Futter diente Elodea canadensis, die in allen Fällen im Ueberfluss dargeboten wurde. Das starre Gehäuse der Lymnaeen gestattete eine genaue Messung des Wachsthums. Semper fand nun, dass trotz des gleichmässigen Ueberschusses an Nahrung das Wachsthum der Lymnaeen ein um so schnelleres ist, je grösser innerhalb gewisser Grenzen die Wassermenge ist, in der sie aufwachsen. Mit einer Zunahme des Wasservolums von 100—500 ccm nahm das Längenwachsthum rasch zu, sobald das Wasservolum 5000 ccm betrug, hatte eine weitere Zunahme desselben keinen Einfluss mehr auf das Wachsthum.

1) C. Semper, Ueber die Wachsthumsbedingungen des Lymnaeus stagnalis. Arbeiten aus dem zool. zootom. Institut in Würzburg. Bd. I. Würzburg 1874. S. 137 und Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. I. Theil. S. 195. Leipzig 1880.

Es hatte in einem Versuch nach 65 Tagen eine Schale
in 100 ccm eine Länge von 6 mm
„ 250 „ „ „ „ 9 „
„ 600 „ „ „ „ 12 „
„ 2000 „ „ „ „ 18 „

Semper ist geneigt anzunehmen, dass die Ursache der Abhängigkeit des Wachsthums von der Wassermenge zurückzuführen sei auf einen im Wasser enthaltenen Stoff, „ohne dessen Anwesenheit die anderen Wachsthumsbedingungen, wenn auch in günstigster Weise vorhanden, keinen Wachsthumseinfluss äussern können." In den „Existenzbedingungen" theilt er nun weitere Versuche nach dieser Richtung mit. „Die nachweisbar im Wasser vorhandenen Salze können ebensowenig die Ursache des Kleinbleibens gewesen sein. Mit der Beihilfe eines befreundeten Chemikers Prof. Hilger in Erlangen wiederholte ich meine Versuche mit destillirtem oder mit solchem Wasser, welches die nachgewiesenermassen in ihm vorkommenden Bestandtheile (kohlensaurer Kalk, schwefelsaure Magnesia u. s. w.) bis zur Sättigung enthielt. Der regelmässig eintretende normale Verlauf zeigte, dass die im Wasser vorhandenen und chemisch nachweisbaren Salze von gar keinem bemerkbaren Einfluss waren." Dennoch schliesst Semper, „dass im Wasser irgend ein Stoff vorhanden sein muss, wahrscheinlich in minimalen Mengen, welcher durch seine Beziehungen zum Wasser, das ihn gelöst enthält, und seine osmotische Verwandtschaft zur Haut des Thieres von dieser letzteren in bestimmter und zwar geringer Menge absorbirt werden kann". Mir scheint, dass in diesen Versuchen ein wesentlicher Umstand nicht berücksichtigt ist. In allen Gläsern befand sich wohl Elodea canadensis im Ueberschuss, aber es ist nicht beachtet, ob denn die Thiere alle gleich viel gefressen haben, worauf es doch zunächst ankommt. Beim Züchten von Schmetterlingen habe ich immer die Erfahrung gemacht, wie leicht die jungen Raupen gerade in der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen den Appetit verlieren, und wie verschieden dann je nach der Grösse der aufgenommenen Nahrung das Wachsthum bei den einzelnen

Thieren derselben Brut ausfiel. Es wäre also noch abzuwarten, ob nicht weitere Versuche nach dieser Richtung hin eine einfache Aufklärung des Einflusses bringen, den die Wassermenge auf das Wachsthum in Sempers Versuchen hatte.

Ich selbst unternahm Versuche über das Wachsthum, in erster Linie um zu sehen, ob die Mechanik des Wachsthums bei Thieren dieselbe sei wie bei Pflanzen. Bei Pflanzen stellt man sich vor, dass in die Zellen Wasser osmotisch eindringt, dass in Folge dessen die Zellwände gedehnt werden und dass endlich die Zellwand durch weitere Veränderungen diese Flächenausdehnung ganz oder theilweise beibehält, auch wenn der intracelluläre Druck wieder erheblich gesunken ist. Vermindert man bei Pflanzen die Wasserzufuhr ziemlich stark, so wird das Längenwachsthum verringert oder schliesslich ganz aufgehoben. Ich habe nun im vorigen Heft einen Versuch mitgetheilt, der zeigt, dass thierische Theile, die ihre Turgescenz eingebüsst haben, ebensowenig zu wachsen im Stande sind wie welkende Pflanzenorgane.

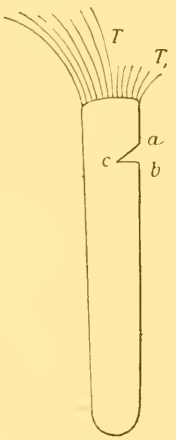

Fig. 7.

Wenn man bei Cerianthus membranaceus ziemlich nahe am oralen Pol einen queren Einschnitt a b c (Fig. 7 im Text) macht, so kollabiren die über dem Einschnitt stehenden Tentakel T_1 wie die welkenden Organe einer Pflanze. Wenn ich nun einen solchen queren Einschnitt bei einem Cerianthus machte, dessen Tentakel in vollem Wachsthum begriffen waren, so hörten die über der Stelle des Einschnitts stehenden Tentakel auf zu wachsen, während die übrigen Tentakel kräftig weiterwuchsen[1]). Zu einer eingehenden Untersuchung der Abhängigkeit des thierischen Wachsthums vom Turgor der Zellen war aber Cerianthus nicht zu gebrauchen. Bei kontraktilen Thieren ist eine sichere Messung des Längenzuwachses unmöglich. Es fehlt auch bei dem Versuch an

1) Vergl. Heteromorphose S. 60.

Cerianthus die Möglichkeit, die Wasseraufnahme der dem Versuch unterworfenen Organe zu beherrschen, und endlich ist das Wachsthum ein relativ langsames. Ich wählte deshalb zur Fortsetzung der Versuche ein günstigeres Versuchsthier, nämlich die Tubularie und, von Herrn Dr. Wortmann auf die plasmolytischen Versuche von de Vries aufmerksam gemacht, eine andere Methode die Wasseraufnahme zu variiren, nämlich die osmotische.

Der Stamm der Tubularie ist von einem starren Periderm umgeben und der Zuwachs kann bei ihr ebenso sicher gemessen werden wie bei einem starren Pflanzenstengel. Die Aenderung der Konzentration des Seewassers bewirkte ich entweder durch Zusatz von Chlornatrium oder von Süsswasser. Die Temperatur war wieder für alle Thiere derselben Versuchsreihe die gleiche; ebenso betrug die Wassermenge in jedem Glase stets 300 cc; die Anzahl der Thiere in jedem Glase war wieder nahezu die gleiche.

2. Bei Tubularia findet bekanntlich ein Längenwachsthum des Stammes nur dann statt, wenn ein Polyp vorhanden ist; oder, was vielleicht richtiger ist, die Tubularia hat am oralen Ende ein periodisches Wachsthum und jede Periode beginnt hier mit der Neubildung eines Polypen und endigt mit dem Abfallen dieses Organs. Es ist deshalb nöthig, dass alle Thiere einer Versuchsreihe, die auf ihr Längenwachsthum verglichen werden sollen, in der gleichen Wachsthumsphase sich befinden. Da das in der Natur nicht der Fall zu sein braucht, so schnitt ich allen Thieren einer Versuchsreihe im Augenblick des beginnenden Versuchs den Polypen ab. Sie begannen nun alle eine neue Wachsthumsperiode, wobei sich zuerst ein Polyp bildete, dann der Stamm in die Länge wuchs (und zwar befindet sich die wachsende Zone desselben an der Spitze hinter dem Polypen). Ich wartete nun bis bei allen Exemplaren die Polypen abgefallen und die Wachsthumsperiode beendet war, und verglich die Grösse des Zuwachses in dieser Periode bei den einzelnen, verschiedenen Bedingungen unterworfenen Exemplaren. Da das Wachsthum stets mit der Neubildung des Polypen beginnt, so folgt ohne

weiteres, dass die Konzentrationsgrenzen für die Regeneration des Polypen auch Konzentrationsgrenzen für das Wachsthum des Tubulariastammes sein müssen.

3. Ich schnitt Stücke von ungefähr gleicher Länge und Dicke aus dem Stamm einer grösseren Zahl von Einzelthieren heraus und vertheilte sie gleichmässig in die verschiedenen Gläser, die Seewasser verschiedener Konzentration enthielten. Jedes Glas enthielt 7—9 Thiere. Nach acht Tagen wurden die Tubularien, die inzwischen neue Polypen gebildet hatten und kräftig gewachsen waren, herausgenommen und die Grösse des zugewachsenen Stückes gemessen. Die folgende Tabelle giebt die Grösse des Zuwachses der einzelnen Tubularien an. Die Zahlen der ersten horizontalen Reihe geben den Salzgehalt der zur Verwendung gekommenen Lösungen in Prozenten an; vertikal unter jeder dieser Zahlen folgen die Zuwachse der einzelnen in der betreffenden Lösung gewachsenen Tubularien.

Tabelle III.

5,1%	4,8%	4,4%	4,1% (Normales Seewasser)	3,8%	3.2%	2,5%	1,9%	1,6%	1,3%
1 mm	2 mm	3 mm	11 mm	10 mm	13 mm	19 mm	5 mm	1 mm	0 mm
1	2	4	5	5	7	13	5	0,5	0
0,5	3	2	3	5	6	8	4	0,5	0
0	1	3,5	2	6	1	7	3	0	0
0	1	2	3	3	5	11	5	0	0
0	0	6	3	2	5	12	3,5	0	0
0	0	2	3	4	5	4	8		0
	0		4	0		0	2		
			0						
Mittel: 0,3 mm	1,1 mm	3,2 mm	3,8 mm	4,4 mm	6 mm	10,6mm	4,4 mm	0,3mm	0 mm

Wir überblicken die Ergebnisse besser, wenn wir sie graphisch darstellen. In der Kurve Fig. 8 im Text sind die in je 100 ccm der verschiedenen Lösungen enthaltenen Salzmengen als Abscissen, die Längenzuwachse als Ordinaten eingetragen. Wir sehen, dass in einer 1,3%igen Salzlösung das Wachsthum noch Null ist, dass es in einer 1,6%igen Lösung eben bemerklich wird und dass es dann sehr rapide mit wachsender Konzentration zunimmt und in einer 2,5%igen Lösung sein Maximum erreicht,

dann aber mit weiter zunehmender Konzentration langsam abnimmt. Das Maximum des Längenzuwachses erfolgt nicht in normalem Seewasser, sondern in stark verdünntem Seewasser. Die Deutung der Kurve ist sehr einfach: die Zellen der Tubularia müssen, um wachsen zu können, turgescent sein, und das ist nur möglich so lange die Konzentration der Lösung, in welcher sie sich befinden, eine gewisse Grenze nicht übersteigt; diese Grenze wird erreicht beim Zusatz von 1,6g NaCl zu je 100 ccm Seewasser, wenn also der Salzgehalt der Lösung 5,4 % beträgt. Mit abnehmender

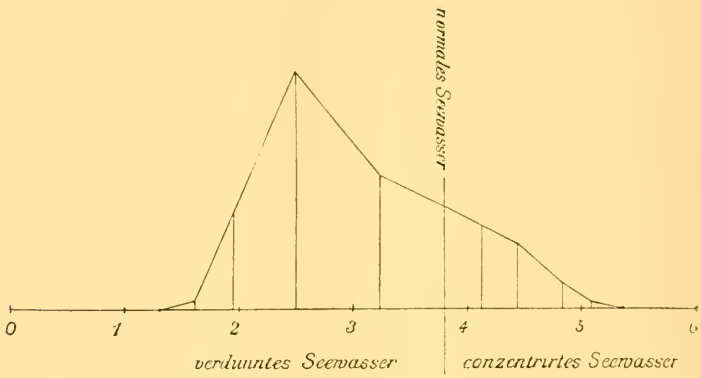

Fig. 8.

Konzentration muss der Tubulariastamm aus der Lösung mehr und mehr Wasser aufnehmen, und deshalb sehen wir fast proportional mit der Abnahme des Salzgehalts der Lösung das Längenwachsthum zunehmen, bis jene Grenze des Wassergehaltes erreicht wird, wo die giftige Wirkung desselben sich geltend macht; von da ab wird bei weiterer Zunahme des Wassergehaltes das Wachsthum rasch Null werden müssen. Daher der rapide Abfall der Kurve zwischen dem Werth 1,9 und 2,5 der Abscisse.

Ein zweiter derartiger Versuch, der unter ganz ähnlichen Bedingungen angestellt war, hatte einen ganz ähnlichen Verlauf, wie aus der Tabelle IV ersichtlich ist.

Tabelle IV.

Salzgehalt der Lösung	Mittlerer Zuwachs in 9 Tagen
5,1 %	0,5 mm
4,8 %	4 mm
4,4 %	7 mm
4,1 %	12 mm
3,8 % (norm. Seewasser)	12,6 mm
3,2 %	14,3 mm
2,2 %	15 mm
1,9 %	10,5 mm.

Wie im vorigen Versuch nimmt auch hier mit abnehmender Konzentration das Längenwachsthum zu und erreicht sein Maximum nicht im normalen Seewasser, sondern bei einer viel schwächeren Konzentration der Lösung, etwa bei 2,2 %, um dann sehr rapid abzufallen. Auch in anderen Versuchen, in welchen ich es aber versäumte, den Zuwachs bei allen Exemplaren zu messen und die ich deshalb hier nicht tabellarisch anführen kann, konnte ich feststellen, dass die Abhängigkeit des Wachsthums von dem Wassergehalt der Lösung in allen wesentlichen Punkten die gleiche war. — Wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, dass bei sehr erhöhter oder sehr vermindeter Konzentration der Polyp später regenerirt wird als bei den dazwischen liegenden Konzentrationsgraden. Wir müssen daher feststellen, inwieweit dieser Umstand uns zwingt, eine Korrektur an den obigen Versuchsresultaten anzubringen. Innerhalb der Konzentrationsgrenzen von etwa 4,4 %—2,5 % sind die zeitlichen Unterschiede der Polypenbildung bei verschiedenen Konzentrationen so gering, dass sie nicht in Betracht kommen. Was aber die stärksten Konzentrationen von 5,1 % und 4,8 % betrifft, so habe ich die Versuche wochen- und monatelang fortgesetzt und dabei gefunden, dass der absolute Zuwachs in dieser Zeit fast Null ist, obwohl die Thiere in der Zeit wiederholt neue Polypen bildeten.

4. Messungen des Dickenwachsthums habe ich bei Tubularia nicht ausgeführt. Dagegen war ein Einfluss der Konzen-

tration der Salzlösung auf die Dicke des neugebildeten Stammes auch ohne Messungen deutlich. In den konzentrirteren Lösungen bei Zusatz von etwa 1 g Na Cl in 100 ccm Seewasser war derselbe auffallend dünner als der alte im normalen Seewasser gewachsene. In dem verdünnten Seewasser dagegen war die Dicke des neuen Stammes nicht nur nicht geringer, sondern eher grösser als die des alten Stammes.

5. Mit zunehmender Konzentration einer Salzlösung nimmt der Sauerstoffgehalt derselben ab und da wir nachher sehen werden, dass derselbe nicht gleichgültig ist für die Vorgänge der Regeneration und des Wachsthums, so haben wir zu untersuchen, ob und inwieweit die Konzentrationsunterschiede in unseren Versuchen durch ihren Einfluss auf den Sauerstoffgehalt der Lösung das Wachsthum der Tubularien beeinflussten. Die einzige direkte Messung der Abhängigkeit der Sauerstoffabsorption einer Na Cl lösung von der Konzentration derselben, die ich in der Litteratur habe finden können, ist die folgende: Nach Versuchen von Fernet[1]) ist (wenn ich den Ausdruck „titre de solution“ in diesem Falle richtig verstehe) der Absorptionscoeffizient einer 5,42%igen Na Cl lösung bei $16^0 = 0{,}0284$

„ 0,72% „ „ „ $14{,}1^0 = 0{,}0293$

Die entsprechenden Coeffizienten für destillirtes Wasser sind nach Bunsen[2]) 0,02949 und 0,03030. Der hier zu Tage tretende Einfluss der Konzentration auf die Gasabsorption ist ein für unsere Interessen minimaler. Da die Zahlen sehr spärlich sind, so will ich noch einige Daten über Kohlensäureabsorption anführen.

Herr Professor Zuntz, der mich auf Fernet's Arbeit aufmerksam machte, war so freundlich, mir mitzutheilen, dass nach seinen Versuchen eine gesättigte Na Cl lösung ungefähr ein Drittel der CO_2 absorbirte, die in destillirtem Wasser sich

1) Fernet, Annales des sciences nat. IV. série. Zoologie. Tome VIII. 1857. Vergl. auch Zuntz, Blutgase und resp. Gaswechsel. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. IV.

2) Bunsen, Gasometrische Methoden. 2. Auflage. 1877.

löste. Dem entsprechen auch ungefähr die Zahlen von Fernet. Nach diesem Autor beträgt der Absorptionskoeffizient für CO_2

in einer 6,25 %igen NaCl lösung bei 11,2° 0,9335,
in dest. Wasser (nach Bunsen) bei 11,2° 1,1336. Differenz = 0,2001

in einer 2,22 %igen NaCl lösung bei 14,1° 0,9463,
in dest. Wasser (nach Bunsen) bei 14,1° 1,0291. Differenz = 0,0828

in einer 0,83 %igen NaCl lösung bei 16° 0,9591,
in dest. Wasser (nach Bunsen) bei 16° 0,9753. Differenz = 0,0162.

Die Abnahme des Absorptionskoeffizienten für CO_2 bei einer Zunahme der Konzentration der NaCl lösung von 0 bis 6 % ist etwa 0,2. So viel beträgt die Abnahme ungefähr auch, wenn die Temperatur von etwa 10° auf 16° erhöht wird. Ich habe nun aber gefunden, dass ein Ansteigen der Temperatur von 10° auf 16° das Wachsthum nicht nur nicht hemmt, sondern fördert, trotz des mit der zunehmenden Temperatur gesteigerten Sauerstoffbedürfnisses der Tubularien. Es ist also nicht anzunehmen, dass die Abnahme des Sauerstoffgehaltes des Seewassers bei einem Zusatz von Kochsalz im Betrage bis zu 1,6 g zu je 100 ccm Wasser die Abnahme des Längenwachsthums bestimmt. Auch Herr Professor Zuntz, den ich bei dem Mangel eingehender Untersuchungen über den Einfluss der Konzentration der Lösung auf die Gasabsorption um seine Meinung fragte, glaubt nicht, dass so geringe Unterschiede des Sauerstoffgehalts, wie sie in den von mir benutzten Lösungen vorhanden waren, für meine Versuchsergebnisse in Betracht kommen, da ja die Thiere auch bei der höheren Temperatur und entsprechend gesteigertem Sauerstoffbedürfniss im Sommer gut gedeihen.

6. Die Theorien der „Anpassung“ sind mir nicht alle bekannt, aber so viel ich weiss, gilt es bei Vielen als eine ausgemachte Sache, dass ein im Mittelmeer lebendes Thier auch an den Salzgehalt desselben „angepasst“ sei. Sollte damit gemeint sein, dass im normalen Mittelmeerwasser alle Lebenserscheinungen eines solchen Thieres optimal ablaufen und dass jede Aenderung der Konzentration dieselben schädigen müsse, so zeigen unsere Versuche, dass das für das Wachsthum nicht

zutreffend ist. Das Optimum für das Längenwachsthum der Tubularie ist nicht Seewasser von der Konzentration in der sie lebt 3,8%, sondern von erheblich schwächerer Konzentration etwa 2,5%.

Bei einer weniger naturphilosophischen und etwas mehr physikalischen Anschauung ist es selbstverständlich ebenso wenig erforderlich, dass das Maximum des Wachsthums der Tubularia in einer Salzlösung von der Konzentration des Mittelmeerwassers stattfindet, als dass etwa die Quecksilbersäule eines im Zimmer hängenden Thermometers ihre grösste Länge bei der gewöhnlichen Stubentemperatur erreicht. Was für das Wachsthum gilt, dürfte bei experimenteller Prüfung sich auch für andere Lebenserscheinungen herausstellen und es bedeutet nur einen Zeitverlust, wenn mit dem Wort „Anpassung“ die Ursache einer Lebenserscheinung bezeichnet oder vielmehr verhüllt wird, während dieselbe doch in jedem Fall durch physikalische oder chemische Umstände bestimmt ist.

X.

Anhang. Bemerkungen über die Versuche von Schmankewitsch.

1. Der eben geführte Nachweis, dass mit der Aenderung der Wasseraufnahme das Wachsthum thierischer Organismen in gleichem Sinne wie das der Pflanzen sich ändert, gewährt uns nun auch, wie ich glaube, eine physikalische Einsicht in einige der bewundernswerthen Versuchsergebnisse, welche Schmankewitsch bei der künstlichen Umwandlung der Genera Artemia Mülhausenii, salina und Branchipus erzielt hat[1]). Bei Gelegenheit einer Ueberschwemmung im Jahre 1871 „riss der Damm, welcher das weniger salzige Wasser des oberen Theiles des Kujalniker Limans von dem bereits mit selbst abgesetztem Salze erfüllten unteren Theil dieses Limans trennte, wodurch dessen Wasser bis zu 8° Beaumé verdünnt wurde und zu gleicher Zeit in ihm grosse Mengen der Artemia salina erschienen, die wahrscheinlich aus dem oberen Theil des Limans und aus den Salzwasserpfützen in dessen Nähe herbeigeschwemmt worden waren. Im Laufe des nächsten Jahres stieg die Konzentration des Wassers allmählich bis auf 25° Beaumé,

1) W. J. Schmankewitsch, Ueber das Verhältniss der Artemia salina Miln. Edw. zur Artemia Mülhausenii, Miln. Edw. und dem Genus Branchipus Wolff. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 25. Suppl. 1875 und Zur Kenntniss des Einflusses der äusseren Lebensbedingungen auf die Organisation der Thiere. Ebenda Bd. 29. 1887.

wobei auch das Salz sich wieder von selbst abzusetzen anfing[1])." Im Laufe dieser Zeit gingen progressiv Veränderungen mit der Artemia salina vor in dem Sinne, dass die im Jahre 1874 vorhandenen Artemien die Merkmale der Gattung Mülhausenii besassen. Diese Veränderungen sind im einzelnen folgende: 1. Die ausgewachsenen Thiere von A. Mülhausenii haben eine geringere Grösse als die ausgewachsenen Exemplare von Artemia salina. 2. Artemia salina hat Schwanzborsten und Schwanzlappen, die bei Artemia Mulh. fehlen; mit zunehmender Konzentration des Salzwassers wurden bei Artemia die Schwanzborsten stetig kleiner. 3. Die Oberfläche der Kiemen ist bei Artemia salina mehr in die Länge gezogen und schmäler als bei Artemia Mülhausenii. Ludwig (in Leunis' Synopsis) erwähnt nur die beiden ersten Merkmale. Die Länge von A. Mülhausenii beträgt nach diesem Autor 6—8 mm, die von A. salina 8—10 mm. Schmankewitsch konnte auch durch allmähliche Steigerung des Salzgehalts der Aquarien experimentell A. salina in A. Mülhausenii umwandeln.

2. Bei der künstlichen Zucht von Artemia in nach und nach verdünntem Salzwasser bekam Schmankewitsch eine mit den Kennzeichen des Genus Branchipus Schaeff. versehene Art. Die Unterschiede sind sehr gering. Artemia hat 8, Branchipus 9 fusslose letzte Segmente, und was für uns wichtig ist, Branchipus ferox erreicht eine um so grössere Länge, je weniger konzentrirt das Salzwasser ist, in dem er lebt.

3. Lassen wir einmal die Systematik bei Seite, so zeigen die Versuche und Beobachtungen von Schmankewitsch, dass der Einfluss des Salzgehalts sich wesentlich im Längenwachsthum des ganzen Thieres sowie einzelner Organe desselben bemerkbar macht und zwar stets in dem Sinne, dass mit zunehmendem Salzge-

1) Beaumé's Aräometer ist nach Wüllner so graduirt, dass der Punkt bis zu dem es in Wasser eintaucht mit 0, der Punkt bis zu welchem es in einer Lösung von 15 Theilen Kochsalz in 85 Theilen Wasser eintaucht mit 15 bezeichnet ist. Das Wasser von 8° Beaumé hatte also einen Salzgehalt von ungefähr 9%, das von 25° Beaumé einen solchen von etwa 29%.

halt der Lösung das Längenwachsthum des ganzen Thieres bez. einzelner Theile desselben abnimmt. Dieser Einfluss erfolgt also in dem gleichen Sinne wie in meinen Versuchen an Tubularia, und ich glaube daher, dass der Einfluss der Konzentration des Seewassers auf die Umbildung der Genera Artemia und Branchipus zum grossen Theil nur ein Ausdruck der Abhängigkeit des thierischen Wachsthums von der Wasseraufnahme ist. Schmankewitsch erwähnt auch, dass in gleichen Zeiten die Thiere in verdünnter Salzlösung (Branchipus) einen stärkeren Zuwachs erfahren als in konzentrirter Salzlösung (Artemia). „Bei gleicher Temperatur geht das Wachsthum der Exemplare der Artemia salina in Salzwasser von starker Konzentration zum wenigsten dreimal so langsam vor sich, als das Wachsthum der Exemplare des Branchipus ferox in wenig salzigem Wasser." Dass wir aber in der That in diesem Falle berechtigt sind, in erster Linie das osmotische Abhängigkeitsverhältniss des Längenwachsthums von der Konzentration der Salzlösung an die Stelle der Begriffe „Anpassung" und „Umwandlung der Arten" zu setzen, — gegen die sich Schmankewitsch viel kritischer verhält als die meisten Darwinisten —, geht auch aus der von Schmankewitsch besonders betonten Thatsache hervor, dass die „Umwandlung" in den folgenden Generationen nur so lange bestehen bleibt, als die Thiere der veränderten Konzentration des Salzwassers ausgesetzt bleiben; was ja, wenn es sich um osmotische Wirkungen in der Periode des Wachsthums handeln soll, nothwendig ist. — Da neben der Wasseraufnahme auch noch die Wasserausscheidung in Betracht kommt, so ist zu erwarten, dass nicht das Wachsthum aller Thiere und aller Organe in gleichem Maasse durch Aenderung der Konzentration der Salzlösung beeinflusst wird.

4. Schmankewitsch fasst allerdings den Einfluss der Konzentration der Salzlösung auf die Aenderung der Merkmale anders auf; er leitet ihn lediglich davon ab, dass mit der Zunahme der Konzentration der Luftgehalt der Salzlösung abnimmt und das spezifische Gewicht derselben zunimmt. Die

osmotischen Wirkungen scheint er übersehen zu haben. Wie er sich den Einfluss des Luftgehalts des Salzwassers (in physiologisch nicht zutreffender Weise) vorstellt, geht beispielsweise aus folgender Stelle hervor. „Bei nicht genügend stufenweiser Verdünnung des Salzwassers sterben die Exemplare der Artemia salina gleichsam an Entkräftung, die wahrscheinlich in der verstärkten von dem grösseren Luftgehalte des verdünnten Salzwassers abhängenden Oxydation im Organismus ihren Grund hat.“ Es handelt sich aber in diesem Falle wohl darum, dass bei zu rascher Verdünnung des Salzwassers das Protoplasma der Zellen der Artemia plötzlich in eine Ueberschwemmung von Wasser geräth; es ist also eine ähnliche Wirkung wie sie beim zu raschen Aufthauen gefrorener Organe stattfindet. — Selbstverständlich will ich damit nicht in Abrede stellen, dass die Abnahme des Sauerstoffgehaltes einer Salzlösung, wenn sie eine gewisse Grenze erreicht, ebenfalls das Wachsthum hemmen kann, wie die folgenden Versuche deutlich zeigen.

XI.

Die Nothwendigkeit der Sauerstoffzufuhr für die Regeneration.

Wenn ich Seewasser auskochte und nach dem Erkalten des Wassers die Tubulariastämme hineinbrachte, so unterblieb die Regeneration des Polypen; schüttelte ich aber das ausgekochte Wasser eine Zeitlang tüchtig mit Luft, so erfolgte die Regeneration. Das Wasser muss also einen bestimmten minimalen Sauerstoffgehalt haben, wenn Regeneration erfolgen soll.

Es lässt sich aber auch weiter zeigen, dass gerade dasjenige Ende der Tubularia, welches regeneriren soll, von Wasser umspült sein muss, dessen Sauerstoffgehalt eine gewisse untere Grenze überschreitet, und dass es nicht genügt, wenn der übrige Körper der Tubularia Sauerstoff aufnehmen kann. Der Boden eines Aquariums war mit feinem Sande bedeckt. In den Sand steckte ich vertikal Glasröhren von etwa 5 cm Länge und 3—4 mm Lichtung. Das obere Ende a der Röhre (Fig. 9 im Text) war in eine feine Spitze a ausgezogen, die so weit war, dass man gerade noch den Stamm einer Tubularia hindurchstecken konnte. Ich fixirte nun in der Röhre eine Tubularie, der ich vorher die Wurzel und den Polyp abgeschnitten hatte, in der Weise, dass das eine Ende b in der Röhre, das andere c frei von Wasser umspült im Aquarium sich befand. An dem

in der Röhre befindlichen Ende b bildete sich nur ausnahmsweise, am freien Ende c dagegen fast immer ein Polyp. Der in der Glasröhre befindliche Sauerstoff reichte nicht aus, um am Ende b die Regeneration zu ermöglichen.

Dass es sich nur um eine Verhinderung der Regeneration bei b und nicht um eine Vernichtung der Regenerationsfähigkeit handelt, geht daraus hervor, dass wenn ich das Ende b nach nicht allzulanger Zeit wieder in frisches Wasser brachte, die Regeneration eintrat.

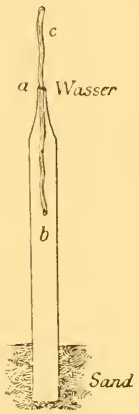

Fig. 9.

Hieraus erklären sich auch einige der im ersten Heft (S. 14 u. 15) mitgetheilten Beobachtungen; ich hatte dort erwähnt, dass wenn man ein Ende einer Tubularie in den Sand oder in einen engen Spalt zwischen zwei Objektträger steckt, die Regeneration an diesem Ende unterbleibt (ohne dass dies Ende — in der ersten Zeit wenigstens — abstirbt). Ich war damals geneigt, mechanische Umstände (Druck) hierfür verantwortlich zu machen, es handelte sich aber auch hier wohl um Folgen des Sauerstoffmangels.

Wenn ich die Tubularien im Aquarium so befestigte, dass das eine Ende der Oberfläche dem Sande sehr nahe war, ohne ihn jedoch zu berühren und ausserdem dafür sorgte, dass nur eine schwache Wasserzufuhr an der Oberfläche des Aquariums erfolgte und dies vor Erschütterung bewahrt wurde, so blieb an jenem Ende die Regeneration aus. Der Grund ist wieder derselbe wie vorhin; nach Jacobsen ist die über dem Schlammboden des Meeres befindliche Wasserschicht sauerstoffarm[1]).

Es ist für weitere Versuche zu erwägen, ob nicht am Ende auch die Stoffbewegungen nach einem Schnittende nur dann erfolgen, wenn man dieses Schnittende in sauerstoffreiches Wasser eintaucht, ob also nicht hier ein „Chemotropismus“ stattfindet.

1) Jacobsen, Ueber die Luft des Meerwassers. Annal. der Chemie und Pharmazie. Bd. 167. 1873.

XII.

Ueber die Abhängigkeit der Regeneration und des Wachsthums bei Tubularia von einigen im Seewasser enthaltenen anorganischen Substanzen, insbesondere vom Kalium.

1. Die im Meerwasser gelösten Salze können für die Regeneration und das Wachsthum sowohl ihrer osmotischen Wirkung nach in Betracht kommen als auch ausserdem noch durch Einfluss auf den Stoffwechsel der Tubularien. Die osmotische Bedeutung für Regeneration und Wachsthum haben wir kennen gelernt. Wir wollen zunächst sehen, ob irgend welche der im Seewasser gelösten Substanzen für die Regeneration und das Wachsthum der Tubularie unerlässlich sind. Die Gewichtsangaben der Salze in den folgenden Versuchen beziehen sich immer auf die trockene Substanz nach Entfernung des Krystallwassers. 1000 Theile Seewasser enthalten nach den Analysen von Forchheimer folgende anorganische Substanzen:

Chlornatrium	30,292
Chlorkalium	0,779
Chlormagnesium	3,240
Schwefels. Kalk	1,605
Schwefels. Magn.	2,638
Kiesels., phosphors. Kalk und Rückstand	0,080

2. Ich setzte zu 300 ccm Süsswasser (Serinowasser) und destillirtem Wasser je 11,3 g NaCl. Das destillirte Wasser wurde nach Zusatz des Salzes tüchtig mit Luft geschüttelt. Der Prozentgehalt beider Salzlösungen war nahezu der des Seewassers. Aber während die zur Kontrolle in 300 ccm normales Seewasser gesetzten Tubularien derselben Kolonie rasch regenerirten, trat bei keinem der in die reine NaCl-Lösung gesetzten Thiere Regeneration ein.

Ich versuchte es nun mit je 300 ccm der folgenden Lösungen.

I.	II.	III.
3,3 g NaCl	3,3 g NaCl	1,6 g Na Cl
100 ccm Süsswasser	0,03 g KCl	1,6 g $MgSO_4$
	100 ccm Süsswasser	0,03 g KCl
		100 ccm Süsswasser.

In der ersten Lösung trat bei keinem Thier Regeneration ein, in der zweiten kam es zur Entwicklung winziger und nicht ganz normal geformter Polypen, jedoch zu keinem Längenwachsthum, in der dritten Lösung trat normale Regeneration und normales Längenwachsthum ein.

3. Es wäre nach diesem Versuche möglich, dass gerade das $MgSO_4$ für die Regeneration und das Wachsthum wesentlich, das KCl aber nebensächlich sei. Ich stellte deshalb Versuche mit folgenden Lösungen an.

I.	II.
2,3 g NaCl	2,3 g NaCl
1,0 g $MgSO_4$	1 g $MgSO_4$
100 ccm Süsswasser	0,03 g KCl
	100 ccm Süsswasser

In der ersten Lösung trat keine Spur einer Regeneration ein, in der zweiten Lösung war die Regeneration und das Wachsthum normal. Ich vertheilte nach sechs Tagen die erste Lösung und die darin enthaltenen Thiere in zwei Gläser und setzte dann der einen Partie 0,05 g KCl zu, während ich die Versuchsbedingungen im anderen Glase unverändert liess. Die Thiere der Partie, der ich nachträglich KCl zugesetzt hatte, regenerirten und wuchsen in normaler Weise, während bei keinem Thier der anderen Partie auch nur andeutungsweise

eine Regeneration eintrat. Es ist also die Anwesenheit von Kalium im Seewasser für die Regeneration nothwendig.

4. Es blieb noch zu entscheiden, welcher Bestandtheil der $MgSO_4$ für die Regeneration bei Tubularia unerlässlich ist. Ich ersetzte $MgSO_4$ durch Na_2SO_4 und versuchte es mit je 300 ccm der folgenden beiden Lösungen.

I	II
2,5 g NaCl	2,5 g NaCl
0,8 g Na_2SO_4	0,8 g Na_2SO_4
100 ccm Süsswasser	0,03 g KCl
	100 ccm Süsswasser.

In der ersten Lösung unterblieb jede Regeneration, in der zweiten wurden kleine abnorm geformte Polypen mit winzigen Tentakeln gebildet, die bald wieder abfielen. Längenwachsthum trat ebenfalls nicht ein.

5. Ob NaCl durch andere Substanzen ersetzt werden kann, habe ich diesmal nicht mehr untersuchen können. Sehen wir von diesem Salz ab, so zeigen unsere Versuche, dass Kalium in der Lösung in geringer Menge nothwendig enthalten sein muss, wenn Regeneration des Polypen stattfinden soll, dass aber zur Bildung normaler Polypen und für ein normales Wachsthum auch Magnesium erforderlich ist. Diese beiden Substanzen neben NaCl (das möglicherweise ersetzbar ist) sind aber für Regeneration und Wachsthum der Tubularia ausreichend. Nur in einer Hinsicht unterschieden sich die Neubildungen in meinen künstlichen Lösungen von den in normalem Seewasser gewonnenen: das Periderm der ersteren blieb weich, während das der letzteren hart wurde. Die Bedeutung des Kalium gerade für die Zellbildung ist schon von Hoppe-Seyler betont worden.

„Obwohl bestimmte Verbindungen von Kalium mit organischen Stoffen, die zu den Lebensfunktionen der Organismen als unumgänglich nöthig angesehen werden könnten, nicht bekannt sind, zwingt doch das ausnahmslose Vorkommen von Kalium in allen Organismen, von den niedrigsten bis zu den höchsten, zur Annahme, dass Verbindungen dieses Metalls eine

nothwendige Funktion bei dem allgemeinen Zellentwicklungsprozesse haben. Ebenso sind die Organe der Avertebraten stets kaliumhaltig und bei den Pflanzen ist der Kaliumgehalt um so grösser, je entwicklungsfähiger die betreffenden Pflanzentheile sind. Die Fähigkeit der Organismen, aus den Ernährungsflüssigkeiten Kalium sich anzueignen und festzuhalten tritt besonders darin deutlich hervor, dass die Bodenwässer und das Meerwasser einen sehr geringen Kaliumgehalt neben viel mehr Natrium, Calcium, Magnesium besitzen, und dennoch die in ihnen wachsenden Organismen reichlich Kalium enthalten, und es nur aus diesen kaliumarmen Wässern, nirgends anders her sammeln können."[1])

1) Physiol. Chemie S. 61.

XIII.

Weitere Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Salze auf die Regeneration und das Wachsthum der Tubularia.

1. Nach Hoppe-Seyler wirkt Kalium bei höheren Thieren, wenn es in zu grosser Menge in die Nahrung eingeführt wird, giftig[1]). Ich habe schon erwähnt, dass bei einem Zusatz von 1,3% NaCl noch Regeneration, aber nicht mehr Wachsthum möglich war. Von dieser Erfahrung ausgehend, untersuchte ich, ob bei Zusatz von 0,6 g, 1,0 g, 1,3 g, 1,6 g KCl zu je 100 ccm normalem Seewasser noch Wachsthum und Regeneration erfolge. In den zwei konzentrirtesten dieser Lösungen trat, wenn ich Tubulariastämme hineinbrachte, sofort an beiden Schnittenden ein trüber Niederschlag auf. In keiner einzigen von allen diesen Lösungen aber kam es zu einer Neubildung. Ich brachte nach acht Tagen einen Theil der Thiere, die in diesen Chlorkaliumlösungen sich befunden hatten, in normales Seewasser zurück, um zu sehen ob dieselben todt seien oder ob nur ihre Regeneration verhindert war. Die aus der 0,6%igen und der 1%igen KCl lösung in normales Seewasser zurückgebrachten Thiere regenerirten und wuchsen in diesem, die übrigen waren todt.

---

1) Physiologische Chemie. S. 62.

Ich setzte nun zu je 100 ccm Seewasser 0,16 g und 0,33 g KCl zu. In der schwächeren Lösung regenerirten alle Thiere, aber erheblich langsamer als die zur Kontrolle in normales Seewasser gesetzten Thiere derselben Kolonie. In der zweiten Lösung regenerirten überhaupt nur vier unter neun Thieren. Auch das Wachsthum war erheblich verringert. Während bei den in normales Seewasser gesetzten Thieren der Längenzuwachs im Mittel 11 mm betrug, betrug er in derselben Zeit und bei derselben Temperatur bei Zusatz von 0,16% KCl nur 1 mm, in der zweiten Lösung trat überhaupt kein messbares Längenwachsthum ein. Es genügt also ein Zusatz von 0,33 g KCl zu 100 ccm Seewasser, um das Wachsthum völlig zu verhindern, während die Regeneration erst bei einem Zusatz von 0,6% KCl gehemmt wird. In Dosen von 1,3 g zu 100 ccm Seewasser scheint es schon tödtlich auf die Tubularien zu wirken.

2. KNO_3 verhinderte das Wachsthum, wenn 0,6 g zu 100 ccm Seewasser zugefügt wurde; die Regeneration wurde aufgehoben bei einem Zusatz von 1 g KNO_3 zu 100 ccm Seewasser. $NaNO_3$ wirkte etwas schwächer; bei Zusatz von 1,3 Gr. zu 100 ccm Seewasser trat noch Regeneration ein, wenn aber 1,6 Gr. dieser Substanz zugefügt wurden, trat keine Regeneration mehr ein. Ein Versuch über das Längenwachsthum ergab folgende Mittelwerthe bei je 10 Exemplaren; die Versuchsdauer betrug 11 Tage, die Temperatur etwa 16°

	Mittlerer Zuwachs
in normalem Seewasser	7,3 mm
Zusatz von 0,6% $NaNO_3$	1,1 „ „
„ „ 1% „	0,3 „ „

Das Ueberwiegen der Kaliumwirkung über die Natriumwirkung tritt hier weniger deutlich hervor als in der Chlorverbindung dieses Metalls.

3. $MgSO_4$ und Na_2SO_4 können in viel grösseren Mengen zugesetzt werden, ohne dass sie auf die Regeneration und das Wachsthum schädlich wirken. Bei Zusatz von 2 g $MgSO_4$ zu 100 ccm Seewasser trat noch Regeneration aber kein Wachs-

thum mehr ein, dieselbe Menge Na_2SO_4 störte aber auch das Wachsthum nur wenig. Mit stärkeren Dosen habe ich keine Versuche mehr anstellen können.

4. Ganz auffallend ist aber die giftige Wirkung von NH_4Cl auf Tubularia. Setzt man nur 0,06 g NH_4Cl zu 100 ccm Seewasser, so tritt an beiden Schnittenden der Tubularienstämme ein trüber Niederschlag auf. Schon 0,03 g auf je 100 ccm Seewasser genügen nicht nur, um jede Regeneration und alles Wachsthum zu verhindern, sondern auch diese Erscheinungen für immer unmöglich zu machen; denn die Thiere, aus einer derartigen Lösung in normales Seewasser zurückgebracht, regenerirten und wuchsen nicht mehr.

5. Ich verweise zum Schluss den Leser auf Figur 17 der Tafel, welche Regeneration und Wachsthum bei drei Tubulariastämmen derselben Kolonie in verschiedenen Salzlösungen bei gleicher Dauer der Einwirkung und gleicher Temperatur zum Ausdruck bringt. a b ist in allen Fällen das ursprüngliche Stück, welches regeneriren soll. Fig. A lag in normalem Seewasser. Am oralen Ende b ist das Stück bd, am aboralen a das Stück ac zugewachsen; die Polypen sind sehr kräftig. Die Dicke des neuen Stammes ist nahezu gleich der des alten Stammes. B lag in Seewasser, dem 1,3% Kochsalz zugefügt war. An beiden Enden haben sich schwache Polypen mit nur 4 resp. 6 Tentakeln gebildet. Der Zuwachs ist fast Null, die Dicke des zugewachsenen Stückes erheblich geringer als die des alten Stammes. C lag in Seewasser, dem 0,3% KCl zugefügt war. Am oralen Ende b hat sich ein verkrüppelter Polyp ohne Tentakel gebildet, ein Längenwachsthum erfolgte überhaupt nicht. Die Zeichnung ist in etwas vergrössertem Maasstab hergestellt und das Stück a b der Fig. A ist, um Raum zu sparen, nicht mit voller Länge gezeichnet; in Wirklichkeit war es so gross wie in den Figuren B und C.

XIV.

Ueber die Abhängigkeit der Regeneration und des Wachsthums von der Quantität des Seewassers.

Es ist selbstverständlich, dass für Regeneration und Wachsthum der Tubularienstämme, deren Polyp abgeschnitten ist, die Quantität des Seewassers, in dem die Regeneration erfolgt, nur insoweit in Betracht kommt, als sie den Stämmen ermöglichen muss, die für die Regeneration und das Wachsthum nöthigen anorganischen Substanzen in hinreichender Menge zu entnehmen. Sobald das der Fall ist, sollten Schwankungen in der Quantität des Seewassers keinen Einfluss haben auf Regeneration und Wachsthum.

In meinen bisherigen Versuchen betrug die Wassermenge in jedem Glase immer genau 300 ccm. Ich vertheilte nun die einzelnen Thiere einer Kolonie von Tubularia in verschiedene Gläser, die 10 ccm, 20 ccm, 50 ccm, 100 ccm und 200 ccm Seewasser enthielten. Jedes Glas erhielt sechs Tubularienstämme, denen Wurzel und Polyp zu Beginn des Versuches abgeschnitten wurde. Die Gläser waren relativ flach und nur leicht mit einer Glasplatte zum Schutze gegen Verunreinigungen durch Staubtheilchen der Luft bedeckt. Der Sauerstoff der Luft hatte also Zutritt zum Seewasser. Nach drei Tagen waren die ersten Polypen gebildet und zwar waren in den Gläsern mit 200 und 100 ccm Seewasser je fünf, in den übrigen nur je zwei Polypen

neugebildet. Zwei Tage später aber hatten alle Thiere neue Polypen gebildet. Die Verzögerung der Regeneration in den Gläsern mit weniger Seewasser war also sehr gering. Am achten Tage nach Beginn des Versuches mass ich das Längenwachsthum der einzelnen Exemplare. Es betrug der Zuwachs der einzelnen Exemplare in

10 ccm Seewasser	200 ccm Seewasser
8 mm	7 mm
12	8
6,5	13
5,5	9
7	10
4	3
Mittel: 7,1 mm	8,3 mm

Ungefähr der gleiche Mittelwerth des Zuwachses ergab sich auch in den übrigen Gefässen. Es reichen also die in 10 ccm Seewasser enthaltenen anorganischen Bestandtheile aus, um für sechs Tubularien, die zur Regeneration und zum normalen Wachsthum nöthigen Substanzen zu liefern und Schwankungen der Quantität des Seewassers über jener Grenze hatten keinen sehr deutlichen Einfluss auf diese Vorgänge. Mit geringeren Mengen als 10 ccm Seewasser habe ich keine Versuche angestellt, weil sonst die Tubularienstämme kaum mehr ganz in Seewasser eintauchen. Das Resultat dieser Versuche ist frei von dem komplizirenden Nebenumstand in Sempers Versuchen, dass die Thiere eine unkontrollirte (und auch wohl unkontrollirbare) Menge von Pflanzennahrung aufnahmen, und demgemäss ist unser Ergebniss auch ein rationelleres.

XV.

Einige kasuistische Bemerkungen über Heteromorphose.

1. Es war meine Absicht auch bei den übrigen Thieren, bei denen ich im ersten Heft Heteromorphose nachgewiesen habe, die Bedingungen der Formbildung in der Weise eingehender zu analysiren, wie ich das für Tubularia und Antennularia gethan habe. Die Kürze der Zeit erlaubte es jedoch nicht, so dass ich die Ausführung dieser Absicht verschieben muss. Nur ein paar kasuistische Beobachtungen will ich hier mittheilen.

Schon im Winter 1889/90 hatte ich bei Gonothyrea bemerkt, dass im Aquarium die Sprosse auch ohne äussere Verletzung ausserordentlich zahlreich als Wurzeln weiter wuchsen; und zwar waren es nicht bloss Wurzeln dem Aussehen sondern auch der Reizbarkeit nach; brachte ich sie in Kontakt mit festen Körpern, so verwuchsen sie mit der Oberfläche derselben. Ich glaubte damals, dass Mangel an Licht und an Sauerstoff diese Erscheinung bedingten und erwähnte die Beobachtung nicht, weil ich sie zum Ausgangspunkte neuer Versuche machen wollte. Es gelang mir jedoch nicht durch die erwähnten Umstände in kurzer Zeit der Organbildung Herr zu werden, und so schob ich bei der Knappheit der Zeit die weitere Ausführung der Versuche wiederum auf.

Bei Aglaophenia pluma habe ich schon im ersten Heft auf die rankenartigen Krümmungen der Wurzeln hingewiesen.

Diese anscheinend aus inneren Ursachen erfolgenden Krümmungen spielen vielleicht eine noch grössere Rolle als ich damals angenommen hatte. Jedenfalls bewirken sie, dass die Orientirung der Organe auch entfernt nicht mit der Regelmässigkeit erfolgt wie bei Antennularia. Meine ersten Versuche waren bei sehr intensivem Licht angestellt und es wäre möglich, dass gerade dieses der hauptsächlich bestimmende Umstand für das Abwärts-Wachsthum der Adventivwurzeln bei Aglaophenia ist. Bei der Komplizirtheit der die Organbildung bestimmenden Umstände wären unter anderem auch Versuche am Klinostaten bei diesem Thier erforderlich.

Bei Sertularia habe ich beobachtet, dass Neubildungen, welche in der Form von Wurzeln auftraten, aber dabei positiv heliotropisch waren, nachdem sie eine gewisse Länge erreicht hatten an ihrer Spitze einen Polypen bildeten und nun positiv heliotropisch blieben. Nach Sachs sind nicht nur zur Bildung besonderer Organe besondere Substanzen nöthig, sondern es hängt auch die specifische Reaktion gegen Licht und Schwere eines Organs von der Natur seiner Substanz ab. So wäre es denkbar, dass die polypenbildenden Substanzen auch den positiven Heliotropismus, die wurzelbildenden den negativen Heliotropismus bestimmen. Aus diesen Umständen liessen sich die verschiedenen gelegentlich paradoxen Fälle der Reaktion der Sertularia gegen Licht ableiten. Ich hoffe aber den Gegenstand experimentell weiter verfolgen zu können und gehe daher auf weitere theoretische Erörterungen hier nicht ein.

2. Ich habe im vorigen Heft schon erwähnt, dass Bonnet und Dalyell beobachtet hatten, dass gelegentlich an Stelle eines abgeschnittenen Organs bei Thieren ein anderes wachsen kann. Herr Dr. A. v. Heider in Graz machte mich darauf aufmerksam, dass er auch einen solchen Fall beobachtet und beschrieben hat[1]). Ich will seine Angabe darüber ausführlich hier mittheilen.

1) A. v. Heider, Die Gattung Cladocora, Wiener Sitzungsberichte 84. Bd. I. Abth. 1881.

„Auch die grosse Reproduktionsfähigkeit, welche bei den Coelenteraten überhaupt schon allgemein bekannt ist, habe ich an Cladocora oft zu erproben Gelegenheit gehabt. Ohne von dem raschen Vernarben von Wunden und der Erneuerung von abgetragenen Körpertheilen zu reden, scheint mir ein für die Wachsthumsenergie eklatanter Fall einer näheren Beschreibung werth. Ich hatte einen aus seinem Kalkkelche weit vorragenden Polypen eines erst seit kurzer Zeit gefischten Cladocorastockes mit raschem Schnitt und möglichst nahe dem Kelchrande abgetragen und liess das Thier nun im Aquarium weiterleben. Schon am nächsten Tage war die Tentakelscheibe des seines Kalkgerüstes beraubten Thieres wieder ganz entfaltet, die quere Schnittwunde am entgegengesetzten Ende zu einer konischen Narbe zusammengezogen und der Polyp kroch mittelst der Tentakelspitzen am Boden des Gefässes umher. Nach einigen Wochen wieder mit der Loupe untersucht, zeigte sich das aborale Ende des Thieres ganz verwachsen und zu einer mit der Mundscheibe parallelen Scheibe abgeflacht, an deren Rande kleine mit den Tentakeln der Mundscheibe korrespondirende Höcker sichtbar waren, welche nach Verlauf von zwei Monaten sich zu vollständigen Tentakeln entwickelten. Im Centrum dieser neuen Tentakelscheibe befand sich auch eine rundliche Oeffnung, der neugebildete Mund, so dass sich am Schnittende des Polypen eine vollständige Mundscheibe gebildet hatte, welche sich dem äusseren Aussehen nach in nichts von der alten primären Mundplatte unterschied. An diesem Doppelpolypen zeigte nur noch ein schwacher Wulst der Körperwand die ehemalige Schnittstelle und die Lage dieser letzteren bewies auch, dass die Körperwand selbst in aboraler Richtung weitergewachsen war.“

XVI.

Zusammenstellung einiger wesentlicher Ergebnisse.

I. Die Orientirung der Organe und der Ort ihrer Entstehung lässt sich bei Antennularia antennina durch folgende Umstände sicher beherrschen.

1. Die Sprosse sind negativ geotropisch, die Wurzeln positiv geotropisch und positiv stereotropisch.

2. Der Ort der Organbildung ist in der Weise von der Orientirung des Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde abhängig, dass Sprosse nur auf der Zenithseite eines Stammes oder falls derselbe genau vertikal steht an dem dem Zenith zugekehrten Schnittende des Stammes sich bilden, während für Wurzeln das entgegengesetzte gilt, jedoch mit dem Zusatz, dass in der Nähe der Ursprungsstelle eines neuen Sprosses neue Wurzeln auch ausnahmsweise auf der Zenithseite des alten Sprosses entstehen können.

3. Richtet man einen unverletzten wachsenden Spross von Antennularia antennina mit der Spitze nach unten, so hört er auf als Spross weiter zu wachsen, während an seiner Spitze, falls dieselbe nicht abstirbt, sich Wurzeln bilden.

4. Aus Fiedern der Unterseite eines schräg oder horizontal liegenden Sprosses wachsen Wurzeln hervor, ohne dass es

nöthig wäre, die Fiedern zu verletzen oder zu berühren; die Fiedern der Oberseite können unter den gleichen Umständen als Sprosse weiterwachsen.

II. Schneidet man ein Stück aus dem Stamm einer Tubularia, so wird durch die Bildung des Polypen am oralen Schnittende die Polypenbildung am anderen Schnittende verzögert; unterdrückt man die Polypenbildung am oralen Schnittende, so kann man dadurch die Polypenbildung am aboralen Ende erheblich beschleunigen.

III. Macht man einen Einschnitt in eine der Röhren einer Ciona intestinalis, so bilden sich an beiden Schnitträndern Ocellen.

IV. Exstirpirt man das ganze Gehirn einer Ciona intestinalis, so bleiben die sogenannten Reflexe erhalten, und nur die Reizschwelle zur Auslösung derselben ist erhöht.

V. Das Gehirn eines solchen Thieres wird im Laufe weniger Wochen regenerirt.

VI. Das Wachsthum und die Regeneration bei Tubularia ist wie bei Pflanzen von der Wasseraufnahme abhängig in dem Sinne, dass durch eine verstärkte Wasseraufnahme der Zuwachs verstärkt, während er durch Herabsetzung der Wasserzufuhr verringert wird. In Seewasser mit 5,1 % Salzgehalt ist das Längenwachsthum der Tubularie fast Null, während noch Polypenbildung stattfindet, bei einem Salzgehalt von etwa 5,4 % ist auch jede Regeneration des Polypen unmöglich. Mit abnehmender Konzentration des Seewassers nimmt auch das Längenwachsthum kontinuirlich zu, bis es bei einem Salzgehalt von etwa 2,5 % sein Maximum erreicht. Von da an nimmt es bei noch weiterer Verringerung der Konzentration rapid ab und bei einer Konzentration von 1,3 % findet weder mehr Regeneration noch Wachsthum statt. Die Temperatur betrug bei diesen Versuchen ca. 15°.

VII. Bei hochgradigem Sauerstoffmangel findet keine Regeneration mehr statt; es ist auch nöthig, dass das Ende, an welchem die Regeneration stattfinden soll, unmittelbar von hinreichend sauerstoffhaltigem Wasser umspült ist.

VIII. Die Salzlösung, in welcher Tubularia regeneriren und wachsen soll, muss Kalium und Magnesium enthalten; jedoch darf Kalium nur in geringer Menge in der Lösung enthalten sein. Schon ein Zusatz von 0,33 g KCl zu 100 ccm Seewasser hebt das Wachsthum, ein Zusatz von 0,6 g zu 100 ccm Seewasser auch die Regeneration auf.

IX. Die Quantität des Seewassers hat, so lange die Thiere nur genügend von Wasser umgeben sind, keinen bemerkenswerthen Einfluss auf das Längenwachsthum der Tubularien.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Normales Exemplar von Antennularia antennina; W Wurzel, S Spross. Nat. Grösse.

Fig. 2 und 3. Geotropische Krümmungen wachsender Sprosse von Antennularia. Fig. 3 etwas vergrössert.

Fig. 4 und 5. Orientirung der Neubildungen an horizontal gelegten Sprossen von Antennularia. a b ist ein aus dem Stamm herausgeschnittenes Stück. In Fig. 4 hat sich an der Oberseite dieses Stückes ein neuer genau vertikal aufwärts wachsender Spross c d gebildet. An der Unterseite sind aus der Spitze der Fiedern, ohne dass eine Verletzung voraufgegangen wäre, Wurzeln herausgewachsen und zwar vertikal abwärts. Nat. Grösse.

Fig. 6. Ein Spross von Antennularia ist so aufgehängt, dass beide Schnittenden nach unten gerichtet sind. An beiden Schnittenden entstehen Wurzeln, am apikalen Ende (wo die Organbildung immer schwächer ist) eine einzige schwache Wurzel W, am basalen Ende ein Büschel von Wurzeln W_1. An verschiedenen Stellen des Stammes, aber immer an der Zenithseite des betreffenden Stammelements, sind Sprosse S_1, S_2, S_3, S_4, S_5 entstanden. Nat. Grösse.

Fig. 7 und 8. Die beiden Schnittenden eines Stückes aus dem Stamm von Antennularia sind nach oben gerichtet. Aus dem basalen Schnittende sind negativ geotropische Sprosse vertikal emporgewachsen. In Fig. 8 ist auch in der Nähe von b an der Oberseite ein Spross entstanden, der vertikal nach oben wächst. In Fig. 7 sind ohne voraufgegangene Verletzung aus den mit der Spitze nach unten gerichteten Fiedern von a bis b Wurzeln hervorgewachsen. In Fig. 8, das ein Thier derselben Versuchsreihe wie Fig. 7, nur 6 Wochen später, darstellt, sind alle Fiedern der Unterseite von a bis b, deren Spitzen nach unten gerichtet waren, als Wurzeln weitergewachsen. Nat. Grösse.

Fig. 9. Aus der Spitze der Fieder c an der Oberseite des horizontalen Antennulariastammes a b ist ein Spross vertikal nach oben hervorgewachsen. Nat. Grösse.

Fig. 10. Der Spross a b war zuerst so gegen den Schwerpunkt der Erde orientirt, dass das basale Schnittende b nach oben, das apikale a nach unten gerichtet war. Am basalen oberen Schnittende b entstand der Spross b c, der

vertikal aufwärts wuchs und am apikalen unteren Ende a entstand die Wurzel W; es war also eine vollständige Heteromorphose gelungen. Am basalen Ende des neuen Sprosses b c bei b bildeten sich ebenfalls abwärts wachsende Wurzeln W_1. Als der neue Spross die Länge b c erreicht hatte, wurde das Ganze um nahezu 180° gedreht, so dass es die Orientirung erhielt, die es in der Figur 10 hat. Sofort stellte der Spross b c sein Wachsthum als Spross ein, während an seiner Spitze Wurzeln W_2 hervorwuchsen; ausserdem traten aus der Spitze der Fiedern der Unterseite des Sprosses b c Wurzeln W_3 hervor, während die Fiedern der Oberseite zu Grunde gingen. Nat. Grösse.

Fig. 11. Aehnlicher Fall wie Fig. 10. Der wachsende Spross d e wurde mit der Spitze nach unten gerichtet und hörte in Folge der veränderten Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde auf, als Spross weiterzuwachsen, während an seiner Spitze e die Wurzel W_1 sich bildete. Wegen der übrigen Heteromorphosen dieser Figur vergl. den Text. Nat. Grösse.

Fig. 12. Künstlich hervorgerufene Varietätenbildung an einem regenerirenden Spross von Antennularia antennina. Ein wenig vergrössert.

Fig. 13 Ciona intestinalis, wahrscheinlich heliotropisch gekrümmt. Nat. Grösse.

Fig. 14. Ciona intestinalis. Die orale Röhre wurde bei a eingeschnitten; an beiden Schnitträndern bildeten sich Ocellen. Nat. Grösse.

Fig. 15. Dasselbe Thier wie Fig. 14, einige Wochen später. Aus der Schnittstelle ist eine neue Röhre hervorgewachsen. Nat. Grösse.

Fig. 16. Bildung von zwei neuen Röhren bei Ciona intestinalis, in Folge von Einschnitten. Nat. Grösse.

Fig. 17. Polypenbildung und Wachsthum von Tubularia mesembryanthemum in verschiedenen Salzlösungen bei gleicher Dauer der Versuche und gleicher Temperatur. a b ist jedesmal das dem Versuche unterworfene Stück aus dem Stamm der Tubularia, b das orale Ende. A lag in normalem Seewasser, der Zuwachs und die Polypenbildung sind normal. B lag in Wasser, dem 1,3% Na Cl zugesetzt war; Wachsthum fast Null, winzige Polypen mit nur wenig Tentakeln an beiden Enden. C lag in Seewasser, dem 0,3% K Cl zugesetzt war. Nur am oralen Ende bei b entstand eine kleine Neubildung, ein verkrüppelter Polyp ohne Tentakel. Wachsthum gleich Null. Ein wenig vergrössert.

Inhalts-Verzeichniss.

Vorwort 3

I. Ueber die Abhängigkeit der Organbildung bei Antennularia antennina von der Orientirung dieses Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde 8

II. Fortsetzung dieser Versuche und Heteromorphose an unverletzten Organen 13

III. Ueber künstliche Herstellung einer Varietät von Antennularia antennina 20

IV. Ueber die inneren Ursachen der Organbildung bei Tubularia mesembryanthemum 22

V. Ueber Reizbarkeit und Organbildung bei Tubularia 31

VI. Versuche über Organbildung bei Ciona intestinalis 34

VII. Ueber Exstirpation und Regeneration des Centralnervensystems bei Ciona intestinalis 37

VIII. Ueber die Abhängigkeit der Regeneration bei Tubularia von der Konzentration des Seewassers 42

IX. Ueber die Abhängigkeit des Längenwachsthums bei Tubularia von der Konzentration des Seewassers 48

X. Anhang. Bemerkungen über die Versuche von Schmankewitsch . . 59

XI. Die Nothwendigkeit der Sauerstoffzufuhr für die Regeneration . . . 63

XII. Ueber die Abhängigkeit der Regeneration und des Wachsthums bei Tubularia von einigen im Seewasser enthaltenen anorganischen Substanzen, insbesondere vom Kalium 65

XIII. Weitere Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Salze auf die Regeneration und das Wachsthum der Tubularia 69

XIV. Ueber die Abhängigkeit der Regeneration und des Wachsthums von der Quantität des Seewassers 72

XV. Einige kasuistische Bemerkungen über Heteromorphose 74

XVI. Zusammenstellung einiger wesentlicher Ergebnisse 77

Erklärung der Abbildungen 80

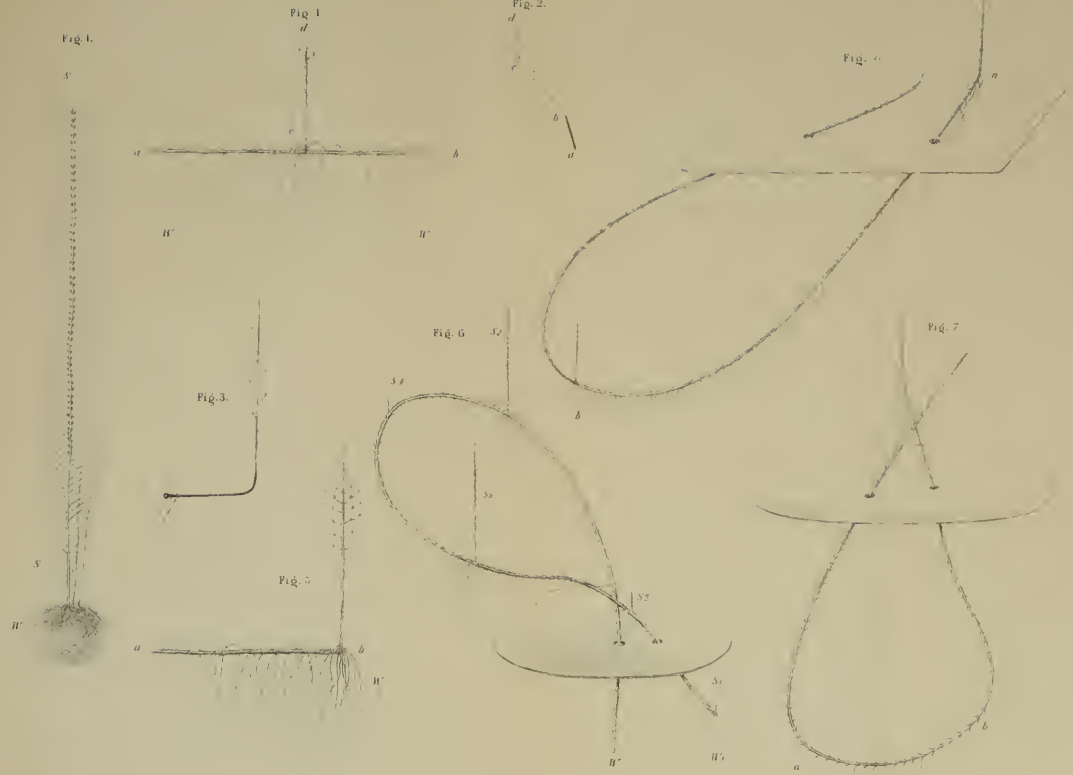
Fig. 1.
Fig. 1
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7

Fig. 11
Fig. 17.
Fig. 16
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 12.
Fig. 10
Fig. 13
Fig. 9

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE, MASS.

UNTERSUCHUNGEN

ZUR

PHYSIOLOGISCHEN MORPHOLOGIE

DER

THIERE.

I.

UEBER HETEROMORPHOSE.

VON

DR. JACQUES LOEB.

MIT 1 TAFEL IN LITHOGRAPHIE UND 3 FIGUREN IM TEXT.

WÜRZBURG.
VERLAG VON GEORG HERTZ.
1891.

Im Verlage von Georg Hertz in Würzburg erschien ferner:

Der

HELIOTROPISMUS DER THIERE

und seine

Uebereinstimmung

mit dem

Heliotropismus der Pflanzen

von

Dr. J. Loeb,

Assistent am physiologischen Institut zu Strassburg i. E.

Preis: Mk. 4.—.

ÄRZTLICHE PHILOSOPHIE.

Festrede zur Feier des dreihundert und sechsten Stiftungstages

der

Königl. Julius-Maximilians-Universität

gehalten am 2. Januar 1888 von

Dr. Georg Eduard Rindfleisch,

kgl. Hofrath, öffentl. ord. Professor der pathol. Anatomie und Geschichte der Medizin,
z. Z. Rektor.

Preis: Mk. 1.—.

UEBER DAS FIBRINFERMENT

und seine Beziehungen zum Organismus

Ein Beitrag

zur Lehre von der Blutgerinnung

mit besonderer Berücksichtigung der Therapie

von

Dr med. **Georg Bonne,**

pract. Arzt in Nienstedten (Holstein).

Preis: Mk. 3.—.

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

To Professor Whitman
with the author's compliments.

UNTERSUCHUNGEN

ZUR

PHYSIOLOGISCHEN MORPHOLOGIE

DER

THIERE.

II.

ORGANBILDUNG UND WACHSTHUM.

VON

DR. JACQUES LOEB
BRYN MAWR, PENNSYLVANIA.

MIT 2 TAFELN IN LITHOGRAPHIE UND 9 FIGUREN IM TEXT.

WÜRZBURG.
VERLAG VON GEORG HERTZ.
1892.

Im Verlage von Georg Hertz in Würzburg erschien ferner:

Untersuchungen
zur
Physiologischen Morphologie der Thiere.
I. Heft:

Ueber Heteromorphose.

Von **Dr. Jacques Loeb.**

Mit 1 Tafel in Lithographie und 3 Figuren im Text.

Preis: Mk. 3.50.

Der Heliotropismus der Thiere
und seine
Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen
von **Dr. J. Loeb.**

Preis: Mk. 4.—.

ÄRZTLICHE PHILOSOPHIE.
Festrede zur Feier des dreihundert und sechsten Stiftungstages
der Königl. Julius-Maximilians-Universität
gehalten am 2. Januar 1888 von

Dr. Georg Eduard Rindfleisch,
kgl. Hofrath, offentl. ord. Professor der pathol. Anatomie und Geschichte der Medizin,
z. Z. Rektor.

Preis: Mk. 1.—.

UEBER DAS FIBRINFERMENT
und seine Beziehungen zum Organismus.
Ein Beitrag zur Lehre von der Blutgerinnung
mit besonderer Berücksichtigung der Therapie

von **Dr. med. Georg Bonne,**
pract. Arzt in Nienstedten (Holstein).

Preis: Mk. 3.—.

Königl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.